



















# LAGOPUS BONASIODES,

BASTARD MELLAN DALRIPA OCH HJERPE,

BESKRIFVEN AF

GUSTAF KOLTHOFF.

---

MED 1 TAFLA.

---

MEDDELADT DEN 11 MAJ 1887 GENOM W. LILLJEBORG.

---

STOCKHOLM, 1888.

KONGL. BOKTRYCKERIET.

P. A. NORSTEDT & SÖNER.





Af en person, som under Distingsmarknaden i Upsala år 1885 försålde norrlandsfogel, inköptes för Upsala museums räkning tvänne foglar, som syntes vara riporrar. Den ena af dessa, som var en hane, utmärkte sig dock genom sin obetydliga storlek, men då det ej syntes oantagligt att dessa bastarder kunna variera något till storleken<sup>1)</sup> och den nu erhållna, såväl med afseende på fjäderdräkten som fötterna, mycket liknade en riporre, antogs den utan vidare undersökning vara en sådan och uppsattes under detta namn i samlingen.

Ett år senare begärde professor R. COLLETT i Kristiania, som då var sysselsatt med att utarbета en afhandling om riporren och till sin disposition hade många både gamla och unga foglar, att få låna de här i samlingen befintliga riporrrarne, hvilket äfven medgafs. Prof. COLLETT kom vid en jemförelse mellan den ifrågavarande fogeln och de öfriga till den åsigten, att fogeln åtminstone ej kunde vara en riporrrhane, samt framkastade sedermera den förmodan, att den möjligen vore en bastard mellan hjerpe och ripa<sup>2)</sup>.

Jag har med anledning häraf underkastat den i fråga varande fogeln en närmare undersökning äfven med afseende på dess skelettbyggnad, och dervid funnit det alldeles tydligt, att den, såsom prof. COLLETT förmodat, verkligen är en bastard mellan hjerpe och ripa.

Då jag anser det vanliga bruket att gifva bastarder ett vetenskapligt namn särdeles lämpligt, vill jag äfven för denna, såvidt jag vet, hittills okända bastard, föreslå ett sådant, nemligen:

---

<sup>1)</sup> På museet härstädes fanns vid detta tillfälle af hankönet endast ett exemplar af denna bastard.

<sup>2)</sup> On the Hybrid between *Lagopus albus* and *Tetrao tetrix*; Proceed. of the Zoolog. Soc. of Lond. 1886, sid. 237.

### Riphjerpe (*Lagopus bonasioides*).

Kännemärke: *Hufvudets fjädrar ofvan förlängda. Vingarnes 3:dje, 4:de och 5:te pennor lika långa. Stjerten ej inskuren utan afrundad, bestående af 16 pennor.*

*Undre stjerttäckarne räcka ej till mellersta stjertpennornas spetsar.*

Denna diagnos måste naturligtvis, då endast ett han-exemplar är känt, grunda sig på detta; antagligt synes dock, att här upptagna kännetecken äfven böra återfinnas hos honan.

<i>Beskrifning:</i> Totallängd.....	400	mm.
Näbbens längd till näsborrarne.....	12	»
d:o höjd öfver näsborrarne .....	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	»
d:o bredd öfver samma ställe.....	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	»
Mellantåns längd utan klo.....	28	»
» » med klo.....	40	»
Tarsens längd .....	49	»
Vingens längd från handlofven.....	181	»
Stjerten räcker utom de sammanlagda vingspetsarne	62	»
Stjertens längd.....	118	»
De till tofs förlängda hufvudfjädrarnes längd.....	34	»

Vid första påseende liknar denna fogel som sagdt mycket en riporre. Den öfvervägande färgen är hvit. Hufvudet ofvan hvitt med alla de till tofs förlängda fjädrarne ljusgrå med svart inblandning eller otydliga svarta tvärband. Hufvudets sidor hvita, vid näbbroten och munvinkeln med några svarta fläckar. De långa örontäckfjädrarne grå med tre otydliga svartaktiga tvärband öfver hvarje fjäder. Nackens fjädrar mycket påminnande om hjerpens, ljusgrå med tre tydliga svarta tvärband. En svart fläck under hakan; för öfrigt är halsen framtill och på sidorna liksom alla undra kroppsdelar rent hvit. Ryggen spräcklig af ljusgrått, hvitt, brunt och nästan svart. Framryggens fjädrar ljusgrå med breda bruna och svarta band och breda spetsar af fjädrarnes grundfärg, hvilka spetsar äro glest beströdda med små bruna eller svarta punkter. På bakryggen äro fjädrarne helbruna med svart inblandning och breda hvita opunkterade spetsar.



Skulderfjädrarne äro vid roten svartaktiga, för öfrigt hvita. På vingarnes längsta öfre täckfjädrar sträcker sig det svartbruna alldeles som hos hjerpen på inre fanet längre ut än på det yttre. Alla vingarnes sma täckfjädrar äro på den öfverskjutande synliga delen hvita, de öfre vid roten svartaktiga.

Vingpennorna ha svarta spolar, 3:dje, 4:de och 5:te pennan med hvitt utfan; för resten äro de mörkgrå med smala hvitgra kanter i utfanet och på spetsarnes infan breda hvitgra kanter. 1:sta vingpennan lika lång med 7:de, 2:dra något längre än 6:te, 3:dje, 4:de och 5:te lika långa. I högra vingen saknas 5:te pennan.

Stjerten något afrundad; dess pennor, som äro 16 till antalet, mot roten och till midten gråvattrade och mycket erinrande om hjerpens; stjertpennorna äro på yttersta hälften svarta med hvita spetsar, och det hvita på spetsarne är bredast på de mellersta pennorna. Öfre stjerttäckarne bruna och svartvattrade med breda hvita spetsar. Undre stjerttäckarne, som sluta 20 mm. från stjertens spets, äro vid roten svarta, men, så långt de äro synliga, rent hvita.

Näbbet svart.

Tårna, som mycket likna riporreus, äro liksom tarserna rent hvita. Fjäderbeklädnaden på tårna intager  $\frac{2}{3}$  af deras längd. Klorna äro smalare än hos riporreus; mellersta tåns klo på midten 3 mm. bred. Alla klorna äro vid roten svarta, mot spetsen ljust hornfärgade liksom de nakna delarne af tårna. Tårnas bihang eller lameller äro större än hos riporreus och till färgen gråhvita.

Äfven skelettet visar en tydlig mellanform mellan ripa och hjerpe, men närmar sig liksom fogelns yttre betydligt mera ripans än hjerpens. Sålunda är hela skelettet endast föga mindre än dalripans och till vissa delar större än fjällripans.

Bröstkammen (Crista sterni), som är 70 mm. lång, är framtill på den undre sidan mindre utdragen än hos dalripan. hvarigenom dess främre kant blir mindre starkt konkaverad. och då bröstkammen hos hjerpen är framtill ännu mera tvär, står sålunda dalriphjerpen i detta afseende midt emellan båda. Cristans höjd innehalles hos ripan 3 ganger i längden, hos hjerpen  $2\frac{1}{2}$  och hos dalriphjerpen  $2\frac{3}{4}$ .

Den närmast intill cristan liggande delen af bröstbenet är hos båda riparterna på smalaste stället 12 mm. bred, hos

hjerpen endast 5 mm., hos riphjerpen 8 mm. Bröstbenets bakre kant, som hos ripan är svagt afrundad med en obetydlig inskärning midt för cristan och hos hjerpen starkt afrundad eller nästan tillspetsad, är här starkare afrundad än hos ripan.

Den nedre opariga platta delen af furculan är hos ripan trekantig, nästan lika bred som lång, hos hjerpen dubbelt så lång som bred, samt har största bredden på midten. Hos riphjerpen innehålles dess bredd  $1\frac{1}{2}$  gånger i längden, och dess främre kant är afrundad, så att största bredden kommer att ligga nedanför midten.

Scapulan, som här är 8 mm. längre än hos hjerpen och 2 mm. kortare än hos dalripan, är liksom hos hjerpen något, ehuru obetydligt, mera böjd än hos ripan, och upphöjningen på midten af öfre kanten är något starkare och mindre långsträckt än hos den sistnämnda, men ej så stark som hos hjerpen.

Bröstbenets hela längd	91 mm.
Bröstkammens do	70 „
Bröstbenets bredd vid basen af Proc. superiores	26
Scapulans längd	58
Dess största bredd på midten	$4\frac{1}{2}$
Längd af Ossa coracoidea	42 „
Deras största bredd nedtill	$14\frac{1}{2}$ „
Furculans längd	51 „
Dess nedre opariga dels längd	19
do bredd	8
Bäckenets längd till första svanskotan	58
Dess bredd öfver främre delen af Ossa ilium	30

Då bäckenet är illa sönderskjutet, kan jag ej angifva dess största bredd, men det är tydligen mera langsträckt än hos ripan och närmar sig sålunda mera hjerpens.

Då vid undersökningen af könet testes befunnos vara temligen stora och tydliga, är det sannolikt en äldre fogel, hvilket äfven tårnas väl utbildade lameller tyda på.

Årstiden, då denna fogel blifvit dödad, kan jag ej med säkerhet uppgifva, men att döma efter andra foglars utseende, då de en längre tid legat frusna, kan jag antaga, att han blifvit skjuten i December månad 1884. Enligt säljarens uppgift är han fäld i norra Jemtland.



En annan fråga kan vara, hvilkendera af de båda hos oss förekommande riparterna här varit paradt med en hjerpe. På grund af färgteckningen kan naturligtvis denna fråga ej afgöras, da den i fråga varande fogeln är i vinterdrägt; men då vissa delar af skelettet t. o. m. äro större än hos fjellripan, och dalripans lefnadssätt vida mera än fjellripans närmar sig hjerpens samt fjellripan knappt torde förekomma på samma lokaler som hjerpen, har man allt skäl att antaga att fogeln är en bastard mellan dalripa och hjerpe.

Att denna fogel ej är en ripa, ser man genast dels på de brokiga fjädrarne, som ej likna ripans, och dels på tårna, som ej mer än till  $\frac{2}{3}$  äro befjädrade. Den ende fogel, med hvilken den skulle kunna förvexlas är riporren, och att skilja honom från denne är vid ett flygtigt påseende ej så lätt, då fjäderdräkten ganska mycket liknar riporrens, och dennes färgteckning varierar betydligt.

Den mindre storleken ser man visserligen genast, men dervid får man ej för strängt fästa sig, då man känner, att abnormt små exemplar kunna förekomma af de flesta fogelarter, och synnerligen hönsfoglarne äro kända för att variera till storleken. Att det i fråga varande exemplaret dock icke är en riporre, framgår med bestämdhet redan af dess yttre karaktärer. Salunda hänvisar den svarta fläcken under hakan och de till tofs förlängda hjessfjädrarne alldeles bestämdt på släktskap med hjerpen och än mera färgteckningen på hjesans, nackens och skuldrornas fjädrar samt på stjertens täckfjädrar, hvilka alla visa en påfallande likhet med motsvarande fjädrar hos hjerpen. De säkraste yttre skiljemärkena kunna dock hemtas från vingpennornas förhållande till hvarandra, stjertens form, som är afrundad, då riporrens är urskuren, och från undre stjerttäckarnes förhållande till stjertens längd.

Dessa yttre karakterer äro tillräckliga för att bestämma denna fogels härkomst, och då man dertill finner, att skelettbyggnaden i alla de delar, som af mig kunnat undersökas, visa en fullkomlig mellanform mellan ripa och hjerpe samt vida skilja sig från riporrens, kan man ej vidare hysa någon tvëkan om, att den här skildrade fogeln verkligen är en bastard mellan ripa och hjerpe,



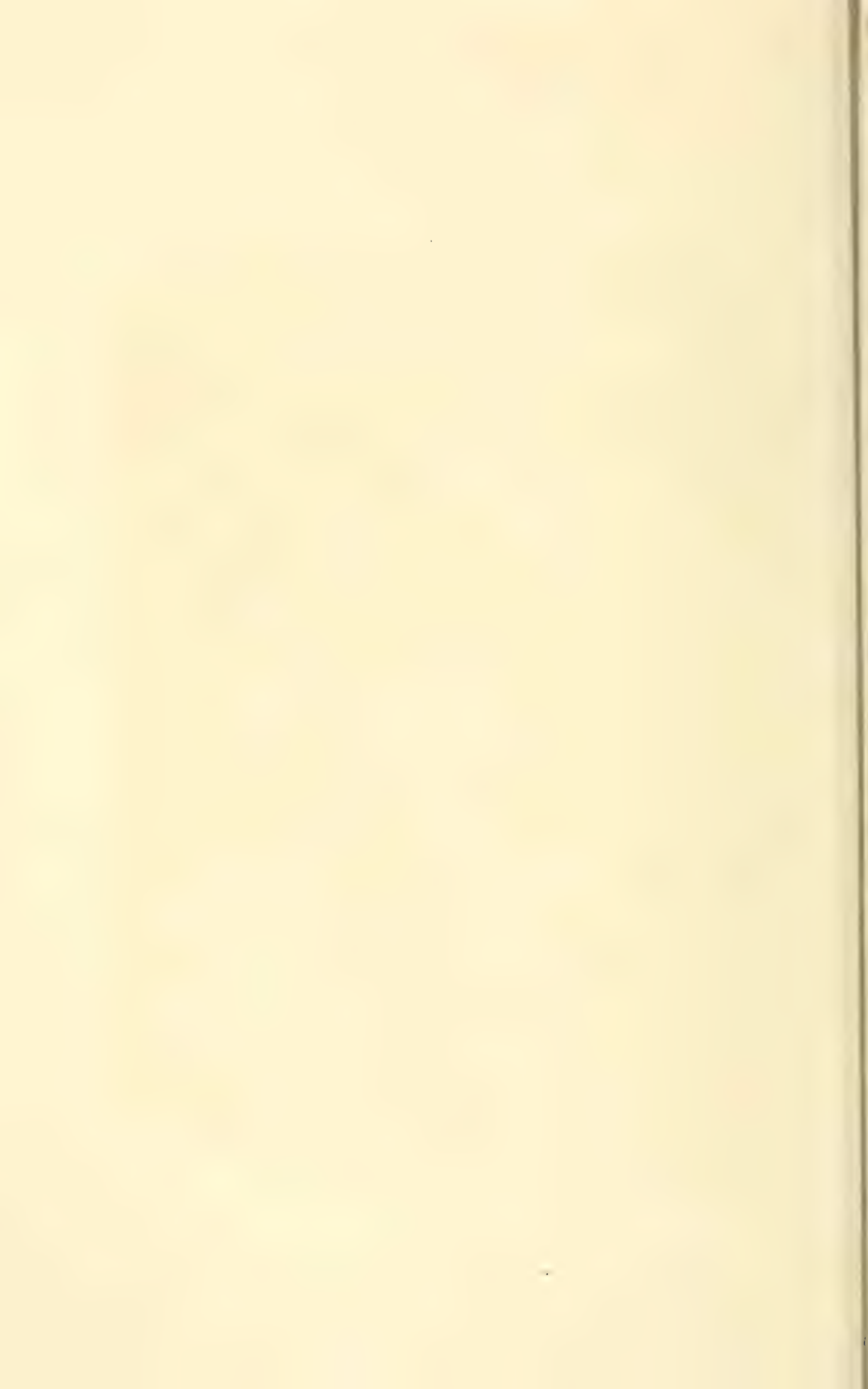


Carlida Kolthoff tanz

With W Schlachter. Stockholm

RIPHJEKE, Lagopus bonasioides ♂





Meddelanden från Stockholms Högskola. N:o 67.

# ZUR ANATOMIE DES HYPEROODON DIODON

VON

ALBERTINA CARLSSON.

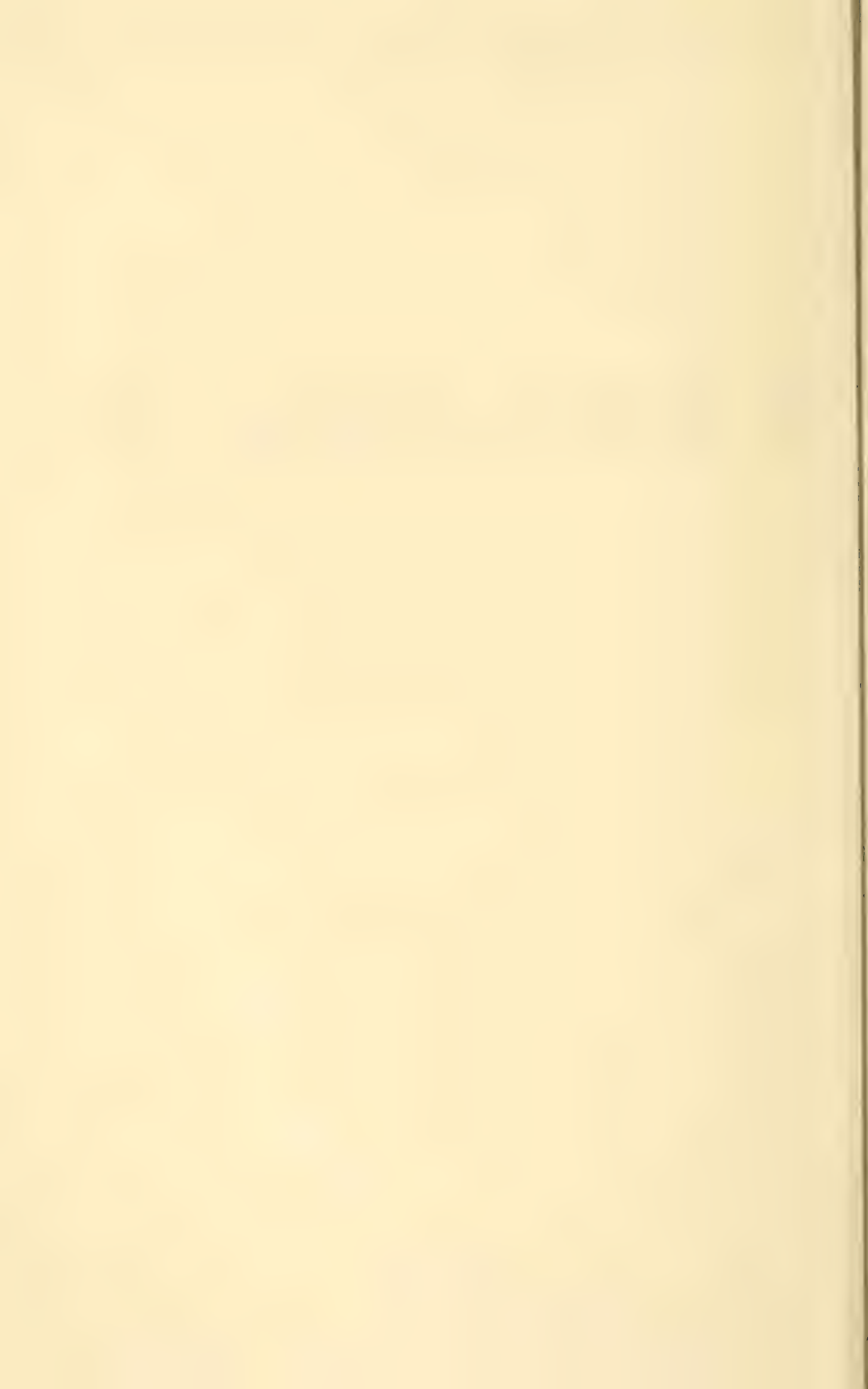
---

MIT 3 TAFELN.

---

MITGETHEILT DEN 8 JUNI 1887 DURCH F. A. SMITT.







**D**urch den Bau des Skelets, das Zahnsystem und die starke Entwicklung der Fingermuskulatur bietet Hyperoodon wichtige Abweichungen von den übrigen Cetaceen dar. Er ist auch mehrfach der Gegenstand anatomischer Untersuchungen gewesen; so haben VROLIK<sup>1)</sup>, ESCHRICHT<sup>2)</sup>, STRUTHERS<sup>3)</sup> und WEBER<sup>4)</sup> verschiedene Organe von demselben beschrieben. Wenn somit auch Hyperoodon nicht zu den vielen Walfischformen zu rechnen ist, welche, wie WEBER<sup>5)</sup> treffend bemerkt, als *fossile* Tiere behandelt worden sind, indem man sie fast ausschliesslich auf ihr Knochengerüst hin besprach, so ergab doch die anatomische Untersuchung eines Hyperoodon-Embryo von 0,91 m Länge, welche Arbeit ich unter der Leitung des Herrn Professor W. LECHE, dem ich dafür meinen innigsten Dank abstatte, im zootomischen Institut der Stockholmer Hochschule ausführte, manche neue und unerwartete Aufschlüsse über mehrere Organsysteme wie die Muskulatur, das periphere Nervensystem, die Gefässe etc., so dass eine kurze vergleichende Darstellung der Befunde vom Interesse sein dürfte.

### Skelet.

Da über das Skelet bereits vollständige Beschreibungen vorliegen, sind hier nur einige Teile desselben berücksichtigt worden.

*Cranium.* In einem so frühen Entwicklungsstadium wie dasjenige, in welchem das untersuchte Tier sich befand, sind noch nicht, wie bei einem erwachsenen, die Parietalia an der

---

<sup>1)</sup> Natuur- en Ontleedkundige Beschouwing van den Hyperoodon. Haarlem 1848.

<sup>2)</sup> Undersøgelser over Hvaldyrene. Fjerde Afhandling. Om Næbhvalen. Kjöbenhavn 1845.

<sup>3)</sup> Account of rudimentary finger-muscles found in a toothed Whale (*Hyperoodon bidens*). Journal of Anat. and Physiol. Vol. VIII.

<sup>4)</sup> Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena 1886.

<sup>5)</sup> l. c. pag. 22.

dorsalen Fläche des Kopfes von den Frontalia und dem Occipitale bedeckt, sondern treten, durch ein Interparietale von einander getrennt, als ein breites Knochenband an die Oberfläche hervor (Fig. 1). So verhalten sie sich auch bei einem Embryo derselben Art, von ESCHRICHT<sup>1)</sup> untersucht, obwohl das Interparietale da nicht sichtbar ist. Bei einigen Walen bewahrt auch das Interparietale lange Zeit seine Selbständigkeit; so bildet ESCHRICHT es ab auf dem Cranium eines ältern Tieres von *Balaenoptera rostrata*, zwischen den Frontalia und dem Occipitale<sup>2)</sup>.

*Sternum* besteht aus vier Portionen, durch Foramina in dem medialen Teile von einander getrennt, welches mit einer Angabe von OWEN<sup>3)</sup> übereinstimmt. Nur in den 3 vordern ist Verknöcherung eingetreten; die vierte ist noch ganz knorpelig.

*Pelvis* (Pl) wird von einem paarigen, sichelförmigen Knochen gebildet, der konkave Rand medialwärts, der konvexe lateralwärts gekehrt (Fig. 2). Ein Ossificationscentrum befindet sich in der Mitte des Beckens; die Spitzen sind noch knorpelig. Im Vergleich mit der Beschreibung und Abbildung dieses Knochens, die VROLIK<sup>4)</sup> geliefert hat, scheint es mir, als ob er im embryonalen Stadium mehr gebogen sei, als bei dem erwachsenen Tiere. Von seinem medialen Rande und seiner ventralen Fläche entspringen die beiden Schichten des M. ischiocavernosus (Iscv', Iscv'', Fig. 2, 3); an seinem vordern Teile befestigt sich die Aponeurose des M. transversus abdominis und an dem caudalen der M. ischiococcygeus (Isc). Wie es oft bei den Cetaceen der Fall ist, steht das Becken in keiner Verbindung mit der Wirbelsäule.

### Peripherisches Nervensystem.

*Plexus brachialis* wird von den 4 letzten Cervicalnerven, dem 1. und einem starken Zweige des 2. Thoracalnerven ge-

<sup>1)</sup> Ni Taaler til Oplysning af Hvaldyrenes Bygning, udførte til utrykte Foredrag af afdøde Etatsraad Dr. D. F. ESCHRICHT. Med tilhørende Forklaring. Vidensk. Selsk. Skr. 5 Række, naturv. og mathem. Afd. 9. B. I. Kjöbenhavn 1869. Tab. 7. Fig. 4.

<sup>2)</sup> Undersøgelser over Hvaldyrene. Femte Afhandling. Kjöbenhavn 1846. Taf. IX. Fig. 1.

<sup>3)</sup> Anatomy and Physiology of Vertebrates. London 1866. Part II. Pag. 419.

<sup>4)</sup> l. c. pag. 48 und Taf. VIII. Fig. 18.

bildet (Fig. 9). Von diesen ist der letzte Halsnerv mehr entwickelt als die übrigen, welche ungefähr gleich stark sind. In der Anzahl der Wurzeln stimmt der Plexus bei *Hyperoodon* mit demjenigen bei *Phocaena communis* und *Delphinus albirostris* (CUNNINGHAM)<sup>1)</sup> überein, obwohl er bei den letztgenannten ein Segment mehr kopfwärts gelegen ist, indem der C. IV der erste darin eingehende Nerv ist. Aber bei *Delphinus* anastomosiert der Th. II nur durch einen dünnen Faden und bei *Phocaena* gar nicht mit dem Th. I, wogegen er bei dem von mir untersuchten Tiere beinahe ganz in den Plexus eintritt. Bei andern Säugetieren beteiligt sich auch der Th. II zuweilen an der Plexusbildung, nämlich bei *Bradypus torquatus*, *Dasyurus Maugei*, *Erinaceus europaeus* und *Sciurus vulgaris*, nach v. JHERING<sup>2)</sup>, bei *Ornithorhynchus* und *Echidna*, nach WESTLING<sup>3)</sup>, und, nach CUNNINGHAM<sup>4)</sup>, in den meisten Fällen auch bei dem Menschen. Da der Plexus brachialis bei *Hyperoodon* und *Phocaena* aus 6 und bei *Delphinus* sogar aus 7 Nerven zusammengesetzt ist, geht daraus hervor, dass die Anzahl der Plexuswurzeln nicht durch die Reduktion der Muskulatur der vordern Extremität beeinflusst wird.

Die 3 vordern Plexusnerven vereinigen sich bei *Hyperoodon* zu einem Stamme (Fig. 9), welcher einige Aeste aussendet und sich mit dem andern Stamme vereinigt, der durch das Zusammenfließen des C. VIII, Th. I und Th. II entstanden ist. Dadurch nähert sich *Hyperoodon* mehr *Delphinus* als *Phocaena*, denn bei dieser treten, nach CUNNINGHAM<sup>5)</sup>, je zwei Nerven in Verbindung, um zuletzt einen starken Nervenstamm zu bilden.

*N. suprascapularis* (sps) entspringt von dem vordern Plexusstamme — bei *Phocaena* schon nach dem Zusammentreten der 2 ersten Plexusnerven<sup>6)</sup> — zieht durch die Incisura scapulae an die dorsale Fläche des Schulterblattes, wo er durch mehrere

<sup>1)</sup> The spinal nervous system of the porpoise and dolphin. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XI. Part II. Pag. 216.

<sup>2)</sup> Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere. Leipzig 1878. Pag. 137—172.

<sup>3)</sup> Jener in Beiträge zur Kenntniss des peripherischen Nervensystems. Bihang till K. Sv. Vet.-Akad. handl. B. 9. N:o 8. Pag. 28; und diese nach einer mündlichen Mitteilung.

<sup>4)</sup> Note on a connecting twig between the anterior divisions of the first and second dorsal nerves. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XI. Part. III. Pag. 539.

<sup>5)</sup> The spinal nervous system of the porpoise and dolphin. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XI. Part II. Pag. 216.

<sup>6)</sup> CUNNINGHAM, l. c. pag. 216 und Fig. 2.



Zweige den *M. supraspinatus* innerviert, und verbreitet sich zuletzt in dem *M. infraspinatus*. In der Nähe dieses Nerven geht ein Ast (sc) aus zu dem *M. scalenus*.

*N. subscapularis* besteht aus mehreren Zweigen. Einige (ss), die den *M. subscapularis* versehen, sondern sich schon von dem vordern Plexusstamme ab, und die übrigen (ld, tm), die sich in dem *M. latissimus dorsi* und dem *M. teres major* verteilen, erst da dieser einen Verbindungsast von dem hintern Stamme aufgenommen hat.

*N. thoracicus lateralis* (sm) ist ein sehr dünner Nerv, der von dem Plexus nach der Vereinigung des C. V und C. VI ausgeht und in dem *M. serratus anticus major* endet.

*Nn. thoracici anteriores* sind nicht vorhanden, denn bei *Hyperoodon* fehlt ein *M. pectoralis*. Der Teil des Hautmuskels, der auf dem Sternum und den sternalen Teilen der Rippen liegt, ist dagegen besonders gut entwickelt. Vielleicht ist der Brustmuskel mit der Hautmuskulatur verwachsen und hat dadurch seine Selbständigkeit gänzlich verloren.

*Nn. cutanei* (c) kommen sowohl von dem vordern als dem hintern Umfang des Plexus und verzweigen sich in der Hautmuskulatur und der Haut über dem Schultergürtel. Sie sind sehr stark; einige sind sogar dicker als der Stamm, welcher sich in die *Nn. medianus, radialis* und *ulnaris* spaltet.

*N. axillaris* (ax) geht aus der Verbindung der beiden Plexusstämme hervor und entsendet zuerst einen Ast (tm) zu dem *M. teres major*, welcher hier, wie bei dem Menschen, sowohl von dem *N. axillaris* und dem *N. subscapularis* versorgt wird <sup>1)</sup>. Nachher biegt sich der Nerv um den hintern Rand des *M. subscapularis* und zieht sich, wie bei *Phocaena*, nach CUNNINGHAM <sup>2)</sup>, durch eine Öffnung zwischen dem *M. teres major*, dem *M. triceps brachii*, der *Scapula* und dem *Humerus* an die Dorsalfläche des Schulterblattes. Da teilt er sich in zwei Äste, von denen der obere sich in dem *M. deltoideus* und der Haut über dem Schultergelenke verzweigt. Der untere (ax') innerviert die Haut an der äussern Fläche des Oberarmes (Fig. 5), ohne sich über das Ellenbogengelenk zu erstrecken, wie dies bei *Phocaena* der Fall ist <sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> HOLLSTEIN: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Berlin 1873. Pag. 1060 und 1062.

<sup>2)</sup> l. c. pag. 218.

<sup>3)</sup> CUNNINGHAM, l. c. pag. 218.

*N. musculo-cutaneus* (mc) entsteht aus dem C. VIII, Th. I und Th. II und mit einigen Fäden aus dem C. V, C. VI und C. VII oder aus allen Plexusnerven und spaltet sich in 2 Zweige, die sich quer über die innere Fläche des Humerus hinziehen (Fig. 4). Der proximale von diesen geht durch den *M. biceps brachii*, ihm einen Ast erteilend, und versorgt die Haut an dem vordern Rande des Oberarmes. Der distale ist ein wenig stärker und verbreitet sich, nachdem er einen Verbindungsast an den *N. medianus* abgesandt hat, in der Haut über dem Radius bis zu dem Carpus hin.

*Nn. medianus, ulnaris und radialis* treten als ein einheitlicher Stamm aus dem Plexus (Fig. 9) hervor, wie es nach CUNNINGHAM<sup>1)</sup> bei *Phocaena* geschieht. Bei diesem Wale aber bekommen sie Fäden aus allen Plexuswurzeln, während sie bei *Hyperoodon* nur aus der Vereinigung des C. VIII, Th. I und Th. II entspringen. Dadurch stimmt dieser mehr mit *Manatus* überein, bei welchem nach MURIE<sup>2)</sup> die fraglichen Nerven von dem C. VII und C. VIII, der *N. radialis* ausserdem mit einigen Fasern vom C. V verstärkt, ausgehen. Bei *Manatus* sind jedoch diese drei Nerven nicht zu einem Stamme vereinigt.

*N. medianus* (md), der zugleich der stärkste der drei Nervenstämme ist, sondert sich zuerst ab und zieht (Fig. 4), einige Aeste an die *Mm. flexores digitorum radialis et ulnaris* abgebend, die bei dem von mir untersuchten Tiere verwachsen sind, zwischen diesen Muskeln und dem *M. triceps brachii* abwärts, worauf er sich in zwei Aeste teilt. Der schwächere von diesen nimmt den schon erwähnten Zweig des *N. musculo-cutaneus* auf und verläuft als der *N. interosseus internus* (int. t) in der Furche zwischen der Ulna und dem Radius zum Carpus, teilweise von den Flexoren bedeckt. Da zerfällt er in mehrere Fäden, die sich in die Haut über dem ersten Finger und in diejenige zwischen dem zweiten und dritten ausdehnen. Er ist also hier mehr entwickelt als bei dem Menschen und den Säugern im allgemeinen, bei welchen er sich nur bis an das Handgelenk erstreckt. Der stärkere Ast begleitet den ulnaren Rand des *M. flexor digitorum ulnaris* und innerviert die Haut zwischen dem dritten und vierten und

<sup>1)</sup> l. c. pag. 217 und Fig. 2.

<sup>2)</sup> Further observations on the Manatee. Trans. of Zool. Soc. Vol. XI. Part II. Pag. 37.

dem vierten und fünften Finger und an dem Carpus und hat also die Funktion des Hautastes des gänzlich verschwundenen R. volaris n. ulnaris übernommen. Auch bei Phocaena ist, nach CUNNINGHAM<sup>1)</sup>, der N. medianus der stärkste von den Nerven des Armes, weniger entwickelt jedoch als bei Hyperoodon, welches in Verbindung mit der Reduktion resp. dem Verschwinden der Armmuskulatur steht.

*N. ulnaris* (uln) ist, wie bei Phocaena<sup>2)</sup>, der schwächste der drei Stämme. Er giebt einen Ast an den M. flexor carpi ulnaris ab und windet sich (uln. d, Fig. 4, 5) zwischen diesem Muskel und der Ulna zur Dorsalfläche der Flosse, wo er sich in der Haut zwischen den 3 letzten Fingern verteilt. Dieser Ast kann wahrscheinlich als dem Ramus dorsalis n. ulnaris des Menschen und der übrigen Säugetiere homolog angesehen werden, weil er dieselbe Lage und Verzweigung wie dieser hat. Ein R. volaris n. ulnaris fehlt dem Hyperoodon, ist aber bei Manatus, nach MURIE<sup>3)</sup>, vorhanden. Bei Phocaena ist der N. ulnaris nur durch einige dünne Fäden repräsentiert<sup>4)</sup>.

*N. radialis* (rd) geht auch hier spiralförmig um die Extremität herum, obwohl er erst distalwärts von dem Olecranon an die Streckseite des Armes tritt. Schon ehe er sich vom gemeinsamen Nervenstamme abgesondert hat, zweigen sich die Äste (trb, Fig. 9) zu dem M. triceps brachii ab. Von dem M. extensor digitorum communis bedeckt (Fig. 5), teilt sich der N. radialis in den R. profundus n. radialis und den R. superficialis n. radialis. Jener (rd. p) liegt in der Furchung zwischen dem Radius und der Ulna unter dem M. extensor digitorum communis und spaltet sich in mehrere Hautäste, die am Carpus und zwischen dem zweiten und dritten Finger enden. Der R. superficialis n. radialis (rd. s), der weniger entwickelt ist, als der vorhergehende, versorgt den M. extensor carpi radialis longus und geht danach zur Haut an dem radialen Rande des Armes und an dem Carpus. Bei Phocaena kann man diese verschiedenen Äste nicht unterscheiden, sondern der N. radialis ist nur ein dünner Zweig, der sich in der Haut an der Streckseite der Flosse bis zum Carpus verbreitet<sup>4)</sup>.

<sup>1)</sup> l. c. pag. 217.

<sup>2)</sup> CUNNINGHAM, l. c. pag. 217.

<sup>3)</sup> l. c. pag. 38.

<sup>4)</sup> CUNNINGHAM, l. c. pag. 217.



Der Verlauf der *thoracalen* und der *lumbo-caudalen Nerven* stimmt mit dem Verhalten bei *Phocaena*, nach CUNNINGHAM<sup>1)</sup>, völlig überein.

Der *Plexus lumbo-sacralis* ist bei *Hyperoodon* aus den ventralen Zweigen des 9. und 10. lumbo-caudalen Nerven zusammengesetzt. Diese zwei Nerven vereinigen sich, nach der Abgabe mehrerer Aeste (bm) an den grossen Beugemuskel des Körpers, ventralwärts von dem Processus transversus des 10. lumbo-caudalen Wirbels zu einem Stamme (L. IX, L. X, Fig. 2), welcher in dem schon erwähnten Muskel liegt. Die Reduktion ist mithin hier weiter gegangen als bei *Phocaena*, wo der 8., 9., 10. lumbo-caudale Nerv und Aeste von dem 7. und 11. Nerven in den Plexus eingehen<sup>2)</sup>, und bei den *Sirenia*, bei denen, nach v. JHERING<sup>3)</sup>, wenigstens bei *Halicore*, 2 Lenden- und 2 Sacralnerven zu der Plexusbildung zusammenfliessen. Am Austritt aus dem Beugemuskel spaltet sich der Nervenstamm in zwei gleich starke Aeste, die sich wie bei *Phocaena* verhalten<sup>4)</sup>. Der vordere anastomosiert mit dem hintern und entsendet feine Fäden zu der Vesica urinaria, dem M. ischiococcygeus (v. u, isc) und zieht sich danach unter der Pelvis zum Penis hin. Der hintere und stärkere Ast versorgt die äusserste Schicht des M. ischiocavernosus (iscv'), dringt mit mehreren Fäden in den Penis auf dessen dorsaler Fläche ein und endet im M. ischiococcygeus (isc). Es scheinen mir hinreichende Gründe zu fehlen diesen Plexus als Plexus pudendus zu bezeichnen, wie dies von CUNNINGHAM<sup>5)</sup> bei *Phocaena* geschieht. Da alle Muskeln der hintern Extremität geschwunden, dagegen diejenigen der Genitalia etc. vorhanden sind, so kann die Innervation des — bei *Phocaena* ja noch relativ reich ausgerüsteten — Plexus selbstverständlich nur die letztern betreffen, ohne dass deshalb der reducierte Plexus als solcher nur dem Plexus pudendus der übrigen Säuger vollkommen homolog sein müsste.

1) l. c. pag. 219—223.

2) CUNNINGHAM, l. c. pag. 224.

3) l. c. pag. 144.

4) CUNNINGHAM, l. c. pag. 225.

5) l. c. pag. 224.

## Muskelsystem.

### Muskeln der vordern Extremität.

Die Schultermuskulatur des Hyperoodon stimmt mit derjenigen der übrigen Cetaceen überein, weshalb ich keine Beschreibung darüber zu geben brauche. Von den übrigen Muskeln der vordern Extremität beim *ausgewachsenen* Tiere besitzen wir zwar eine vollständige Darstellung von STRUTHERS<sup>1)</sup>. Der Embryo zeigt jedoch bemerkenswerte Abweichungen, weshalb ich hier eine kurze Darlegung der betreffenden Verhältnisse folgen lasse.

#### M. biceps brachii.

Ist gut entwickelt und zweiköpfig. Der lange Kopf (Bi. cl, Fig. 4) entsteht an der Scapula, mit dem M. deltoideus verwachsen, und vereinigt sich an der Mitte des Oberarmes mit dem kurzen Kopfe (Bi. cb, Fig. 4, 5), der von der medialen und lateralen Fläche des Humerus entspringt. Der Muskel ist fleischig am vordern Rande des Radius befestigt und wird, auf seiner dem Humerus zugekehrten Fläche, durch mehrere Aeste des N. musculo-cutaneus innerviert.

Bei dem erwachsenen Tiere ist dieser Muskel, nach STRUTHERS<sup>2)</sup>, nicht deutlich zu erkennen, sondern ist da zu einer muskulösen und fibrösen Masse reduciert.

#### M. triceps brachii.

Stimmt völlig mit den Angaben von STRUTHERS<sup>2)</sup> überein.

*Caput longum* (Trb. cl) geht von dem äussern Rande des Schulterblattes aus, durch ein Muskelbündel vom M. teres major (Tmj) verstärkt, zum Unterarme, wo es sich an das Olecranon anheftet. *Caput externum* (Trb. ex), schwächer als das vorhergenannte, kommt von dem hintern Rande des Humerus, ist ursprünglich sehr schmal, verbreitert sich jedoch bald. *Caput internum* (Trb. en) besteht nur aus einigen Fasern, die in Verbindung mit dem äussern Kopfe inserieren.

<sup>1)</sup> l. c. pag. 114 und folg.

<sup>2)</sup> l. c. pag. 118.

Innervation: durch Aeste (trb, Fig. 4, 9), die sich von dem Nervenstamme abzweigen, welcher sich später in die Nn. medianus, radialis und ulnaris spaltet.

Dieser Muskel kommt sowohl bei Odontoceti als auch bei Mystacoceti vor. Bei jenen ist er, nach MURIE<sup>1)</sup>, teils einköpfig — Globiocephalus — teils zweiköpfig — Phocaena, Grampus, Lagenorhynchus — bei diesen besteht er aus drei Köpfen, wie bei Balaenoptera rostrata, nach CARTE und MACALISTER<sup>2)</sup>, besitzt aber nicht die verstärkende Portion von dem M. teres major.

### **M. flexor carpi ulnaris (Fleu).**

Er entspringt von dem distalen Rande und der medialen Fläche des Olecranon, inseriert am Os pisiforme und erhält in seinem proximalen Teile einen Ast des N. ulnaris. In keiner Hinsicht weicht er von STRUTHERS' Beschreibung ab<sup>3)</sup>.

### **M. flexor digitorum ulnaris und M. flexor digitorum radialis (FId).**

Diese bilden bei dem erwachsenen Hyperoodon zwei deutlich getrennte Muskeln<sup>4)</sup>; bei diesem Embryo dagegen sind sie zu einer Masse verschmolzen, welche fleischig von dem distalen Teile des Humerus, nahe der Insertion des M. teres major und des M. latissimus dorsi (Tm. Ld (I), Fig. 4), und von der Ulna ausgeht. Die Fasern treffen sich in einem spitzen Winkel in der Mitte des Muskels, gehen bald in eine Sehne über, die, an der ersten Carpalreihe zerfallend, sich wie bei dem entwickelten Tiere an der letzten Phalanx des 2.—4. Fingers befestigt. Gleichwohl fehlt die Sehne für den ersten Finger, und an dem fünften heftet sie sich an das zweite, nicht an das erste Glied an. Innerviert nahe dem Ursprunge von Aesten des N. medianus.

### **M. extensor carpi radialis longus (Ecr1).**

Entsteht fleischig von der lateralen Fläche des Humerus (Fig. 5), unweit des distalen Teiles des kurzen Kopfes des M. biceps brachii, biegt sich nach dem radialen Rande des Armes

<sup>1)</sup> On the organization of the Caaing Whale, Globiocephalus melas. Trans. of the Zool. Soc. of London 1873. Vol. VIII. Part IV. Pag. 275.

<sup>2)</sup> On the anatomy of Balaenoptera rostrata. Philos. Trans. of the royal Soc. of London 1868. Vol. 158. Part I. Pag. 227.

<sup>3)</sup> l. c. pag. 115.

<sup>4)</sup> STRUTHERS, l. c. pag. 115 und 116.



und zieht, sich in zwei Sehnen spaltend, nach dem Multangulum majus und dem Metacarpale II hin. Er wird durch einen Ast des R. superficialis n. radialis versorgt.

Dieser Muskel fehlt nach STRUTHERS<sup>1)</sup> dem erwachsenen Tiere, findet sich, nach demselben Forscher<sup>2)</sup>, auch nicht bei Balaena und Balaenoptera noch, nach ANDERSON<sup>3)</sup>, bei Platanista gangetica.

### **M. extensor digitorum communis (Edc).**

Der Muskel entspringt wie bei dem ältern Tiere<sup>4)</sup> von dem Humerus, der Ulna, dem Radius und der Membrana interossea antibrachia, ist jedoch nicht in zwei Portionen geteilt. Von demselben gehen zwei Sehnen ab; die radiale stärker als die ulnare und in der Furche zwischen dem Radius und der Ulna belegen. Sie verteilen sich, wie STRUTHERS<sup>5)</sup> erwähnt, an dem 2.—5. Finger, obwohl hier die Sehne des 3. Fingers durch einige Fäden von derjenigen des 4. — und nicht die des 4. — verstärkt wird. Innervation: durch Aeste des Ramus profundus n. radialis.

Durch das Vorkommen einer Fingermuskulatur unterscheidet sich Hyperoodon von den übrigen Odontoceti, denen diese, mit Ausnahme von Platanista, fehlt, bei welcher letztern Gattung jedoch der M. extensor digitorum communis und der M. flexor longus digitorum sehr dünn und aponeurotisch sind, und nur der M. extensor carpi ulnaris und der M. flexor carpi ulnaris kräftige Muskelbäuche besitzen<sup>6)</sup>, und nähert sich Hyperoodon den Mystacoceti, bei welchen eine Fingermuskulatur vorhanden ist. Vergleicht man die Fingermuskeln bei Hyperoodon mit denen bei Balaenoptera musculus, so erhellt, wie auch STRUTHERS<sup>7)</sup> gezeigt hat, dass, wenn auch die Zahl der Muskeln bei jenem eine kleinere als bei dieser ist, da

<sup>1)</sup> l. c. pag. 117.

<sup>2)</sup> Account of rudimentary finger-muscles found in the Greenland Right-Whale (Balaena Mysticetus). Journal of Anat. and Physiol. Vol. XII. Pag. 217 und folg. und: On some points in the anatomy of a great Fin-Whale (Balaenoptera musculus). Ibid. Vol. VI.

<sup>3)</sup> Anatomical and zoological researches: comprising an account of the zoological results of the two expeditions to western Yunnan in 1868 and 1875. London 1878. Pag. 543.

<sup>4)</sup> STRUTHERS: Account of rudimentary finger-muscles found in a toothed Whale (Hyperoodon bidens). Journal of Anat. and Physiol. Vol. VIII. Pag. 117.

<sup>5)</sup> l. c. pag. 117.

<sup>6)</sup> ANDERSON, l. c. pag. 543.

<sup>7)</sup> l. c. pag. 115.

der *M. flexor carpi radialis* nicht angetroffen worden ist, die übrigen doch bei *Hyperoodon* mehr entwickelt sind. Dadurch scheint es mir, als ob *Hyperoodon* betreffs der Fingermuskeln mehr von dem ursprünglichen Verhalten bewahrt hat als alle übrige Cetaceen<sup>1)</sup>.

Stellt man einen Vergleich zwischen den betreffenden Muskeln des erwachsenen *Hyperoodon* und denjenigen des Embryos an, so treten mehrere bedeutende Abweichungen bei diesem hervor: 1) die starke Entwicklung des *M. biceps brachii*; 2) die Vereinigung zu einem Muskel von dem *M. flexor digitorum ulnaris* und dem *M. flexor digitorum radialis*, welcher durch Lage und mehrere Beziehungen sich dem *M. flexor digitorum communis* der übrigen Säugetieren nähert, und auch die Verschmelzung der beiden Extensoren und 3) der Befund eines *M. extensor carpi radialis longus*, welcher Muskel, wie schon erwähnt ist, bei keinem andern Wale bisher beobachtet worden ist. Wie man schon im voraus erwarten konnte, ist also die Reduktion der Fingermuskeln bei dem Embryo weniger weit vorgeschritten als bei dem erwachsenen Tiere, oder mit andern Worten *der von mir untersuchte Hyperoodon- Foetus zeigt die vollständigste Fingermuskulatur, die überhaupt bisher bei einem Mitgliede der Cetaceen nachgewiesen worden ist.*

### Bauchmuskeln.

#### *M. obliquus abdominis externus* (Obl. ext).

Entspringt fleischig mit einem starken Zaeken von der 1. Rippe, mit zwei von der 2. und mit einem von jeder der folgenden Rippen und von der *Fascia lumbo-dorsalis*, erst fleischig, nachher aponeurotisch. In seinem vordern, medialen Teile wird der Muskel durch einige Bündel von dem *M. obliquus abdominis internus* verstärkt. Die Fasern ziehen sich abwärts und medialwärts und bilden mit denjenigen des *M. rectus*

<sup>1)</sup> Meine Ansicht scheint darin derjenigen von WEBER zu widersprechen, welcher Forscher betreffs der Fingermuskulatur der Wale ebenfalls STRUTHERS citiert und erwähnt (pag. 205), dass sie nach STRUTHERS bei *Hyperoodon* schwächer entwickelt sei, als bei *Mystacoceti*. Diese Behauptung aber beruht wahrscheinlich auf eine Schreibfehler, denn STRUTHERS sagt in seiner genannten Abhandlung pag. 115: These finger-muscles, so far from being absent, are nearly all better developed in this toothed whale than in the great Finner, und pag. 118: In accordance with the great development of these muscles (the extensors) in *Hyperoodon*, the finger-joints are more moveable than in the Finner . . . . .

abdominis einen sehr spitzen Winkel. Die caudale Hälfte des Muskels ist aponeurotisch, die vordere fleischig, obwohl auch da die Fasern der ventralen Fläche sehnig sind. Jedoch ist der Teil des Muskels, der an den *M. rectus abdominis* grenzt, seiner ganzen Länge nach muskulös. Medialwärts geht er in eine Aponeurose über (Fig. 6, 7, 8), die in ihrem vordern Teile allein, in ihrem mittlern mit dem ventralen Blatte der Aponeurose des *M. obliquus abdominis internus* verwachsen, und in ihrem caudalen von diesem getrennt, den *M. rectus abdominis* bedeckt. Durch einige dünne Sehnenfasern ist der Muskel caudalwärts mit der Fascie des Schwanzes verbunden.

Der Ursprung von den vordern Rippen kommt den Walen im allgemeinen zu; so geht bei *Phocaena communis*, nach MECKEL<sup>1)</sup>, dieser Muskel schon von der ersten Rippe, bei *Balaenoptera rostrata*, nach CARTE und MACALISTER<sup>2)</sup>, von den 8 letzten der 11 Rippen und bei *Globiocephalus*, nach MURIE<sup>3)</sup>, von allen Rippen ausser den 3 vordersten, aus.

#### **M. obliquus abdominis internus** (Obl. int).

Dieser Muskel ist im Gegensatze zum vorigen überall fleischig und bedeutend stärker. Er entsteht von der Fascia lumbo-dorsalis und befestigt sich durch Fasern, die sich medialwärts und kopfwärts ziehen, an den sternalen Teilen der 8. bis der 5. Rippe. Einige Muskelbündel vereinigen sich mit dem *M. obliquus abdominis externus*, andere mit dem *M. rectus abdominis* in dessen lateralem Rande. Medialwärts bildet der Muskel eine kräftige Aponeurose, welche, in zwei Blätter gespalten, den *M. rectus abdominis* umschliesst. Das ventrale Blatt von diesen verwächst (Fig. 7, 8) in seinem vordern Teile mit der Aponeurose des *M. obliquus abdominis externus*, ist aber in dem hintern von dieser getrennt.

#### **M. transversus abdominis** (Tr. abd).

Er entspringt von der Fascia lumbo-dorsalis, lateralwärts von dem vorhergehenden, von den sternalen Teilen der 5.—8. Rippe und dem hintern Rande der 9. Medialwärts geht er in

<sup>1)</sup> System der vergleichenden Anatomie. Halle 1828. Theil III. Pag. 446.

<sup>2)</sup> l. c. pag. 223.

<sup>3)</sup> l. c. pag. 281.



ein Sehnenblatt über, welches in seiner Mitte die grösste Ausdehnung hat, kopfwärts und caudalwärts aber kürzer ist, wodurch eine deutliche *Linea semilunaris Spigellii* entsteht. Diese Aponeurose bildet das innere von den zwei dorsalen Blättern der Scheide des *M. rectus abdominis* und heftet sich an die *Linea alba* und an den Beckenknochen an.

### **M. rectus abdominis** (R. abd).

Er ist an seinem Ursprunge sehr schmal, indem er nur durch eine starke Sehne von der Fascie des Schwanzes ausgeht (Fig. 3), wie es auch bei *Lagenorhynchus* und *Globiocephalus*<sup>1)</sup> der Fall ist, nicht aber durch Sehnen von den untern Bögen des Schwanzes wie bei *Balaenoptera rostrata*<sup>2)</sup>. Die Fasern werden bald fleischig und der Muskel verbreitert sich, weil er in seinem lateralen Rande Bündel von dem *M. obliquus abdominis internus* aufnimmt. Er ist besonders stark entwickelt, vorzüglich medialwärts (Fig. 6, 7, 8) und inseriert am vordern Teile des Sternum und an den ersten Rippen. *Inscriptiones tendineae* fehlen.

Was die Scheidenbildung für den *M. rectus abdominis* betrifft, so geht aus Obigem hervor, dass das ventrale Blatt in seinem vordern Teile, bis zu der Verbindung der 5. Rippe mit dem Sternum gegenüber, aus der Aponeurose des *M. obliquus abdominis externus*, danach aus dieser mit der ventralen Schicht derjenigen des *M. obliquus abdominis internus* vereinigt, und caudalwärts auch aus diesen beiden Aponeurosen besteht, obwohl sie da in einer Länge von 5 cm. frei sind (Fig. 6, 7, 8). Das dorsale Blatt ist aus zwei getrennten Schichten gebildet. Die eine, die schwächere, wird von dem innern Blatte der Aponeurose des *M. obliquus abdominis internus*, die andere und stärkere von dem *M. transversus abdominis* geliefert. Im Gegensatze zum Verhalten bei dem Menschen erstreckt sich das dorsale Blatt bis zum Becken, ist aber sonst wie bei ihm zusammengesetzt; das ventrale wieder bietet einige Verschiedenheiten dar, indem die Aponeurose des *M. transversus abdominis* nicht darin eingeht und die Sehnenblätter der beiden schiefen Bauchmuskeln nicht caudalwärts verwachsen sind.

<sup>1)</sup> MURIE, l. c. pag. 279 und 281.

<sup>2)</sup> CARTE und MACALISTER, l. c. pag. 223.

### Muskeln des Auges.

Diese sind so eingehend von WEBER<sup>1)</sup> beschrieben, dass ich auf seine Darstellung derselben hinweise und nur wenige Angaben in Bezug auf die Grösse und Innervation einiger Muskeln, welche das Embryonalstadium kennzeichnen, hinzuzufügen habe.

#### Mm. recti.

Sie bestehen, wie auch WEBER angiebt, aus vier Muskeln, von denen jeder sich wieder in 2 Portionen spaltet. Die innere und schwächere inseriert an dem Bulbus und die äussere und stärkere verbreitert sich fächerförmig und bildet mit den entsprechenden Teilen der übrigen geraden Augenmuskeln den starken M. palpebralis. Von den 4 Mm. recti sind bei dem Embryo der M. rectus superior und der M. rectus inferior bedeutend mehr entwickelt als die beiden übrigen.

#### M. retractor bulbi.

Dieser Muskel ist auch bei dem Embryo sehr kräftig und weicht von WEBERS Beschreibung nur dadurch ab, dass er ausser der bei den Säugern gewöhnlichen Innervation durch den N. abducens, in dem untern und dem medialen Teile durch den untern Zweig des N. oculomotorius versorgt wird. Auch bei andern Tieren kommt es vor, dass dieser letztere Nerv Aeste an den M. retractor bulbi abgiebt, denn, nach LEISERING und MUELLER<sup>2)</sup>, bekommt dieser Muskel bei dem Pferde einige Fäden von demselben, obwohl diese sich von dem obern Zweige abtrennen, und bei *Balaenoptera rostrata*<sup>3)</sup> wird er nur von dem N. oculomotorius innerviert. Die Muskeln, welche unter den Namen M. retractor bulbi bei verschiedenen Tieren beschrieben werden, dürften somit nicht immer *vollständig* homologe Gebilde darstellen.

Nach GADOW<sup>4)</sup> deutet die Innervation eines Muskels von zwei verschiedenen Nerven darauf hin, dass dieser durch eine Verwachsung zweier Muskeln gebildet wird. Wendet man

<sup>1)</sup> l. c. pag. 112—142.

<sup>2)</sup> Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haus-Säugethiere. Berlin 1885. Pag. 745 und 756.

<sup>3)</sup> CARTE und MACALISTER, l. c. pag. 256.

<sup>4)</sup> Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien. Morph. Jahrb. B. VII. Pag. 454.

diese Ansicht auf den *M. retractor bulbi* bei dem *Hyperoodon*-Embryo an, so ist dieser aus zwei Muskeln zusammengefloßen, von denen der eine von dem *N. abducens*, der andere von dem *N. oculomotorius* versorgt ist.

### Damm-Muskeln.

#### *M. ischiocavernosus.*

Besteht aus zwei Schichten. Die äussere (*Iscv'*, Fig. 3) entspringt an dem medialen Rande und der ventralen Fläche des Beckenknochens, zieht sich caudalwärts und verbindet sich durch einige Fasern mit dem *M. ischiococcygeus* (*Isc*) und durch die übrigen mit dem Hautmuskel. In seinem lateralen Teile breiten sich einige Aeste vom Plexus lumbo-sacralis aus. Die untere Schicht (*Iscv''*, Fig. 2) wird von der äussern völlig bedeckt, ist wie diese sehr kräftig und entsteht an dem caudalen Teile und medialen Rande des Beckens, um an der lateralen Fläche des Penis zu enden.

#### *M. bulbocavernosus* (*Blc*).

Er entsteht von der vordern Wand des Rectum und streckt sich der ventralen Fläche des Penis entlang beinahe bis zu seiner Spitze, erreicht aber nicht die dorsale Fläche.

Vergleicht man diese beiden Muskeln bei dem Foetus von *Hyperoodon* mit den entsprechenden bei *Phocaena communis*, wie WEBER<sup>1)</sup> sie beschreibt, so geht daraus hervor, dass der *M. ischiocavernosus* bei jenem sich in zwei Schichten gespalten hat, bei dieser ist die Teilung nur angedeutet, und dass der *M. bulbocavernosus* bei *Hyperoodon* eine grössere Ausdehnung hat als bei *Phocaena*. Bei *Balaena mysticetus* haben diese Muskeln, nach STRUTHERS<sup>2)</sup>, sich auf besondere Weise differenziert, indem sie zu einem starken Muskel verschmolzen sind, der durch ein fibröses Septum in einen vordern und einen hintern Teil zerfällt. Im Vergleich mit *Balaena* hat *Hyperoodon* also betreffs der Damm-Muskulatur mehr von dem Ursprünglichen bewahrt als diese.

<sup>1)</sup> l. c. pag. 161 und 162.

<sup>2)</sup> On the bones, articulations and muscles of the rudimentary hind-limb of the Greenland Right-Whale (*Balaena mysticetus*). Journal of Anat. and Physiol. Vol. XV. Pag. 304—307.



### Spritzsäcke.

Diese öffnen sich bei *Hyperoodon* nach aussen durch ein grosses, rundes Loch (Fig. 1), das ein wenig rechts von der Mittellinie des Kopfes liegt und in einen kurzen Kanal führt, bei dessen Schliessung ein kräftiger Muskel mit transversalen Fasern (S. d. S) wirksam ist, wie es auch bei *Lagenorhynchus*, nach MURIE<sup>1)</sup>, der Fall ist. In Anzahl und Lage stimmen die Spritzsäcke mit denjenigen bei dem genannten Wale und bei *Globiocephalus*<sup>2)</sup> überein, indem sie von drei Paaren gebildet werden. Der rechte dorsale (R. d. S) und der rechte ventrale (R. v. S) Sack sind kleiner als die entsprechenden der linken Seite, welches dadurch erklärt werden kann, dass der Raum auf der rechten Seite mehr reduciert ist, weil das Spritzloch rechts von der Mittellinie liegt und die Crista des rechten Oberkieferknochens kräftiger ist als die des linken. Diese Spritzsäcke sind langgestreckt und ein wenig unregelmässig und decken teilweise die hintern, welche mit ihrer hintern Wand an die Intermaxillaria (Intm) und die Nasalia (N) grenzen. Im Gegensatze zu den übrigen Säcken ist der rechte hintere (R. h. S) grösser als der linke (L. h. S), denn er breitet sich auf dem rechten, grössern Nasenbein und dem stärkern, rechten Zwischenkieferbein aus.

Wir haben hier also die interessante Thatsache zu beachten, dass die Asymmetrie des Kopfes nicht ausschliesslich auf das Skelet beschränkt ist, sondern sich auch auf die weichen Teile erstrecken kann: es ist nämlich, wie wir gesehen, die Oeffnung der Spritzsäcke nach der rechten Seite gerückt, während die Säcke selbst rechts und links ein verschiedenes Verhalten darbieten.

<sup>1)</sup> Notes on the white-beaked bottlenose, *Lagenorhynchus albirostris*. Journal of the Linnean Society. London 1870. Vol. XI. Pag. 147—149.

<sup>2)</sup> MURIE: On the organization of the Casing Whale, *Globiocephalus melas*. Trans. of the zool. Soc. of London 1873. Vol. VIII. Part IV. Pag. 245.

## Zähne.

Die beiden grossen Vorderzähne im Unterkiefer haben in diesem frühen Stadium noch nicht das Zahnfleisch durchbrochen und nur eine Länge von 5 mm erreicht. Von grösserem Interesse sind die Backenzähne. Im Oberkiefer befindet sich an jeder Seite eine Reihe von 14 deutlichen Zähnen, die im Zahnfleisch versteckt liegen, der vorderste 40 mm, der hinterste 65 mm von der Schnauze. Die Form ist dieselbe bei allen, oder, wie ESCHRICHT<sup>1)</sup> sie beschreibt: jeder Zahn ist auf der äussern Fläche convex, auf der innern wenig gewölbt, beinahe plan; die Spitze ist stumpf und einwärts und vorwärts gebogen; die Wurzel ist bedeutend schmaler und spitzer als die Krone. Auf der rechten Seite nimmt die Grösse von dem 1., der 1 mm hoch ist, bis zu dem 9., der 3 mm ist, zu; worauf sie abnimmt, so dass der 14. nur eine Höhe von 1 mm hat; an der linken Seite sind die Zähne ein wenig kleiner: der 9. ist 2,5 mm und der 14. nur 0,75 mm hoch, welches vielleicht mit der verschiedenen Entwicklung der beiden Oberkieferknochen zusammenhängt. Die Anzahl der Zähne im Unterkiefer kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben. In der linken Unterkieferhälfte habe ich die 8 vordersten angetroffen und ausserdem habe ich noch einige kleinere Zähne (2—4) hinter diesen gesehen. Sie haben dieselbe Form wie diejenigen des Oberkiefers, sind aber kleiner, denn der 1. ist 0,9 mm, der 6. 1,7 mm und der 8. 1 mm hoch.

Als ächte rudimentäre Organe scheinen auch die Backenzähne von Hyperoodon am zahlreichsten und verhältnismässig am grössten bei dem Foetus zu sein. ESCHRICHT<sup>2)</sup> hat nämlich bei einem Exemplare von 5,858 m gefunden, dass der grösste Zahn 2,17 mm ist, WEBER<sup>3)</sup>, bei einem Tiere von 7,09 m, dass er 5,5 mm ist, und VROLIK<sup>4)</sup>, der einen Hyperoodon von einer Länge von 7,639 m hatte, dass er 4 mm hoch ist. Wogegen, wie schon erwähnt worden ist, der längste Zahn bei diesem Embryo eine Höhe von 3 mm erreicht. Die Anzahl

<sup>1)</sup> Undersögelser over Hvaldyrene. Fjerde Afhandling. Om Næb-hvalen. Kjöbenhavn 1845. Pag. 18.

<sup>2)</sup> l. c. pag. 19.

<sup>3)</sup> l. c. pag. 196.

<sup>4)</sup> l. c. pag. 77.

der Zähne wird auch bei zunehmendem Alter reduciert: ich habe mehr als 44, ESCHRICHT<sup>1)</sup> 48, WEBER<sup>2)</sup> 30 und VROLIK<sup>3)</sup> nur 6 angetroffen.

## Herz.

Dieses weicht von der von ESCHRICHT<sup>4)</sup> gegebenen Beschreibung, wenn man von dem Vorkommen eines Foramen ovale und anderer embryonalen Kennzeichen absieht, nur dadurch ab, dass die Valvula tricuspidalis aus drei beinahe gleich grossen Zipfeln gebildet wird, wogegen sie bei dem erwachsenen Tiere aus zwei grössern und zwei kleinern besteht<sup>5)</sup>. Die Teilung der Zipfel und die Reduktion ihrer Grösse treten also erst auf einem spätern Stadium ein.

## Blutgefässe.

Von dem bei den Säugern gewöhnlichen Verhalten unterscheiden sich die *Arteriae intercostales* und die *Arteriae lumbales*, indem sie unpaarig aus der Aorta treten, um sich später in einen rechten und einen linken Ast zu spalten. Diese Eigentümlichkeit beruht möglicherweise darauf, dass das Blut, welches rascher in grössern Gefässen fliesst, einen langen Weg zurückzulegen hat, ehe es sich in die Muskeln verbreiten kann und diese in so kurzer Zeit wie möglich erreichen soll. Die fünf vordersten *Arteriae lumbales* (A. 1, Fig. 10) sind auch in andere Hinsicht sehr seltsam, indem sie *durch einen mit eigenen Wänden versehenen Kanal in der neben und dorsalwärts von der Aorta liegenden Vena cava inferior (Vc) verlaufen*; ein Verhalten, das meines Wissens bisher bei keinem andern Tiere beobachtet worden ist. Diese Kanäle sind vielleicht eine Andeutung von der Zusammensetzung der untern Hohlvene aus zwei mit einander verwachsenen *Venae iliacae*.

<sup>1)</sup> l. c. pag. 18.

<sup>2)</sup> l. c. pag. 196.

<sup>3)</sup> l. c. pag. 77.

<sup>4)</sup> l. c. pag. 25.

<sup>5)</sup> ESCHRICHT, l. c. pag. 25.



Eine Teilung der Vena cava inferior findet nämlich bei andern Säugetieren statt, denn, nach SIEBOLD und STANNIUS<sup>1)</sup>, ist sie bei Manatus und den Delphinen zwischen den beiden Nieren in zwei dicht an einander gedrängte Stämme gespalten. Ferner verdient als ein sehr bemerkenswerter Befund mitgeteilt zu werden, dass nicht *eine*, sondern *zwei Arteriae renales* (Aa. r) vorhanden sind. Diese, wie auch die Renalvene (Vr), gehen unpaarig aus, teilen sich aber bald in einen rechten und einen linken Ast. Das Vorkommen zweier Nierenarterien bei den Walen muss nicht gewöhnlich sein, wenigstens erwähnen ESCHRICHT und MURIE nur eine in ihren oben citierten Arbeiten; nach GEGENBAUR<sup>2)</sup> finden sich zwei Arteriae renales nur ausnahmsweise bei den Säugern. Mitunter hat man auch diese Anzahl bei dem Menschen gefunden<sup>3)</sup>.

### Uebersicht der gewonnenen Resultate.

1. Die Muskel-Reduktion, welche im mehr oder weniger ausgedehnten Maasse an der vordern Extremität bei allen Cetaceen vorkommt, wirkt nicht auf die Gestaltung des Plexus brachialis zurück. Dieser erscheint vielmehr vollkommen ungeschwächt, da er aus 6—7 Nervenwurzeln zusammengesetzt ist.

2. Der N. interosseus internus hat bei Hyperoodon eine grössere Ausdehnung als bei übrigen Säugern, denn er verbreitet sich bei jenem in der Haut zwischen den Fingern, während er sich sonst nur bis an das Handgelenk erstreckt.

3. Der Plexus lumbo-sacralis wird nur aus 2 Wurzeln gebildet, aus welchen die Nerven für den M. ischiococcygeus, M. ischiocavernosus und M. bulbocavernosus und die Vesica urinaria hervorgehen. Der Plexus ist hier also mehr reduziert als bei Phocaena, wo er noch aus 5 Nervenwurzeln besteht. Die Reduktion dieses Plexus ist jedenfalls auf dem gänzlichen Schwund der Muskulatur der hintern Extremität zurückzuführen. Es fehlen genügende Gründe um diesen Plexus als Plexus pudendus zu bezeichnen (siehe oben pag. 9).

<sup>1)</sup> Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin 1846. Pag. 445.

<sup>2)</sup> Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1870. Pag. 845.

<sup>3)</sup> HENLE: Handbuch der Anatomie des Menschen. Braunschweig 1876. B. III. Pag. 297.

4. Die Fingermuskulatur ist bedeutend stärker bei dem Hyperoodon-Foetus als, nach STRUTHERS' Beschreibung, bei dem erwachsenen Tiere, denn auf dem embryonalen Stadium erreichen mehrere Muskeln eine grössere Entwicklung und ist ausserdem ein Muskel — *M. extensor carpi radialis longus* — angetroffen, welcher bisher bei keinem andern Wale beobachtet worden ist. Von allen bisher untersuchten Cetaceen hat der Hyperoodon-Embryo die vollständigste Fingermuskulatur bewahrt.

5. Das ventrale Blatt der Scheide des *M. rectus abdominis* besteht in seinem vordern Teile ausschliesslich aus der Aponeurose des *M. obliquus abdominis externus*, weiter caudalwärts aus dieser und aus der ventralen Schicht des Sehnenblattes des *M. obliquus abdominis internus*. Kopfwärts verwachsen besagte Aponeurosen mit einander, caudalwärts sind sie frei. Das dorsale Blatt dieser Scheide wird von der innern Schicht der Aponeurose des *M. obliquus abdominis internus* und von dem Sehnenblatte des *M. transversus abdominis* gebildet.

6. Die Asymmetrie des Kopfes erstreckt sich auch auf die weichen Teile, denn das Spritzloch ist nach der rechten Seite gerückt und die Spritzsäcke sind auf den beiden Seiten von verschiedener Grösse.

7. Die Backenzähne sind zahlreicher und verhältnismässig grösser bei dem Embryo als bei dem erwachsenen Tiere.

8. Die *Arteriae intercostales* und die *Arteriae lumbales* treten unpaarig aus der Aorta.

9. Die fünf vordersten *Arteriae lumbales* verlaufen durch einen mit eigenen Wänden versehenen Kanal in der neben und dorsalwärts von der Aorta liegenden *Vena cava inferior*.

10. Zwei *Arteriae renales* sind vorhanden.

## Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

### Knochen.

F. Os frontale.  
 Intm. » intermaxillare.  
 Intp. » interparietale.  
 M. » maxillare.  
 N. » nasale.  
 O. » occipitale.  
 P. » parietale.  
 Pl. Beckenknochen.  
 St. Sternum.  
 V. Os vomer.

### Nerven.

ax. N. axillaris.  
 ax'. Hautast des N. axillaris, der sich am Humerus verzweigt.  
 hm. Nerv zu dem grossen Beugemuskel des Körpers.  
 c. N. cutaneus.  
 C. V. Ventraler Ast des 5. Cervicalnerven.  
 C. VI. » » » 6. »  
 C. VII. » » » 7. »  
 C. VIII. » » » 8. »  
 int. N. intercostalis.  
 int. t. » interosseus internus.  
 isc. Nerv zu dem M. ischiococcygeus.  
 iscv'. » » der äussern Schicht des M. ischiocavernosus.  
 L. IX. Ventraler Ast des 9. lumbo-caudalen Nerven.  
 L. X. » » » 10. »  
 ld. Nerv zu dem M. latissimus dorsi.  
 mc. N. musculo-cutaneus.  
 md. » medianus.  
 r. c. Verbindungsast zwischen den lumbocaudalen Nerven.  
 rd. N. radialis.  
 rd. p. R. profundus n. radialis.  
 rd. s. » superficialis »  
 sc. Nerv zu dem M. scalenus.



sm.	N. thoracicus lateralis.
sps.	» suprascapularis.
ss.	Nerv zu dem M. subscapularis.
Th. I.	Ventraler Ast des 1. Thoracalnerven.
Th. II.	» » » 2. »
tm.	Nerv zu dem M. teres major.
trb.	» » » » triceps brachii.
uln.	N. ulnaris.
uln. d.	R. dorsalis n. ulnaris.
v. u.	Nerv zu der Vesica urinaria.

### Muskeln.

Bi. cb.	Kurzer Kopf des M. biceps brachii.
Bi. cl.	Langer » » » » »
Blc.	M. bulbocavernosus.
Bm.	Beugemuskel des Körpers.
Ch(I).	Insertion des M. cephalo-humeralis.
Dt(I).	» » » deltoideus.
Eerl.	M. extensor carpi radialis longus.
Ede.	» » digitorum communis.
Fleu.	» flexor carpi ulnaris.
Fld.	Mm. flexores digitorum communis radialis et ulnaris.
H.	Hautmuskel.
Ifp(I).	Insertion des M. infraspinatus.
Isc.	M. ischiococcygeus.
Iscv'.	Aeussere Schicht des M. ischiocavernosus.
Iscv''.	Innere » » » » »
Obl. ext.	M. obliquus abdominis externus.
Obl. int.	» » » internus.
R. abd.	» rectus
S. d. S.	Schliessmuskel der Spritzsäcke.
Spp(I).	Insertion des M. supraspinatus.
Ss(I).	» » » subscapularis.
Tmj.	Portion des M. teres major, die den langen Kopf des M. triceps brachii verstärkt.
Tm. Ld(I).	Insertion des M. teres major und des M. latissimus dorsi.
Tr. abd.	M. transversus abdominis.
Trb. cl.	Langer Kopf des M. triceps brachii.
Trb. cn.	Innerer » » » » »
Trb. ex.	Aeusserer » » » » »

### Spritzsäcke.

L. d. S.	Linker dorsaler Spritzsack.
L. h. S.	» hinterer »
L. v. S.	» ventraler »
R. d. S.	Rechter dorsaler »
R. h. S.	» hinterer »
R. v. S.	» ventraler »

### Blutgefässe.

A. a. Aorta abdominalis.  
 Aa. r. Arteriae renales.  
 A. l. Arteria lumbalis.  
 Vc. Vena cava inferior.  
 Vr. „ renalis.

A. Anus.

Rd. Ren dexter.  
 Rs. „ sinister.

### Tafel I.

- Fig. 1. Hinterer Teil des Cranium und Spritzsäcke von der Dorsalfläche gesehen.  $\frac{1}{1}$  nat. Gr.  
 » 3. Muskeln, die mit dem Becken in Verbindung stehen.  $\frac{1}{1}$  nat. Gr.  
 » 9. Plexus brachialis.  $\frac{1}{1}$  nat. Gr.

### Tafel II.

- Fig. 2. Plexus lumbo-sacralis; Becken und Damm-Muskulatur.  $\frac{1}{1}$  nat. Gr.  
 » 4. Muskeln und Nerven der medialen Fläche der vordern Extremität.  $\frac{1}{1}$  nat. Gr.  
 » 5. Muskeln und Nerven der lateralen Fläche der vordern Extremität.  $\frac{1}{1}$  nat. Gr.  
 » 6—8. Bauchmuskeln im Querschnitte gesehen; halbschematisch.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. Fig. 6. Schnitt, der Verbindung der dritten Rippe mit dem Sternum gegenüber; Fig. 7. 8 cm weiter caudalwärts als Fig. 6; Fig. 8. 4 cm kopfwärts vom Becken.

### Tafel III.

- Fig. 10. Teil der Aorta abdominalis und der Vena cava inferior nebst ihren Aesten.  $\frac{1}{1}$  nat. Gr.  
 Auf Figg. 4 und 5 sind die Nerven gelb bezeichnet.









Fig. 1.

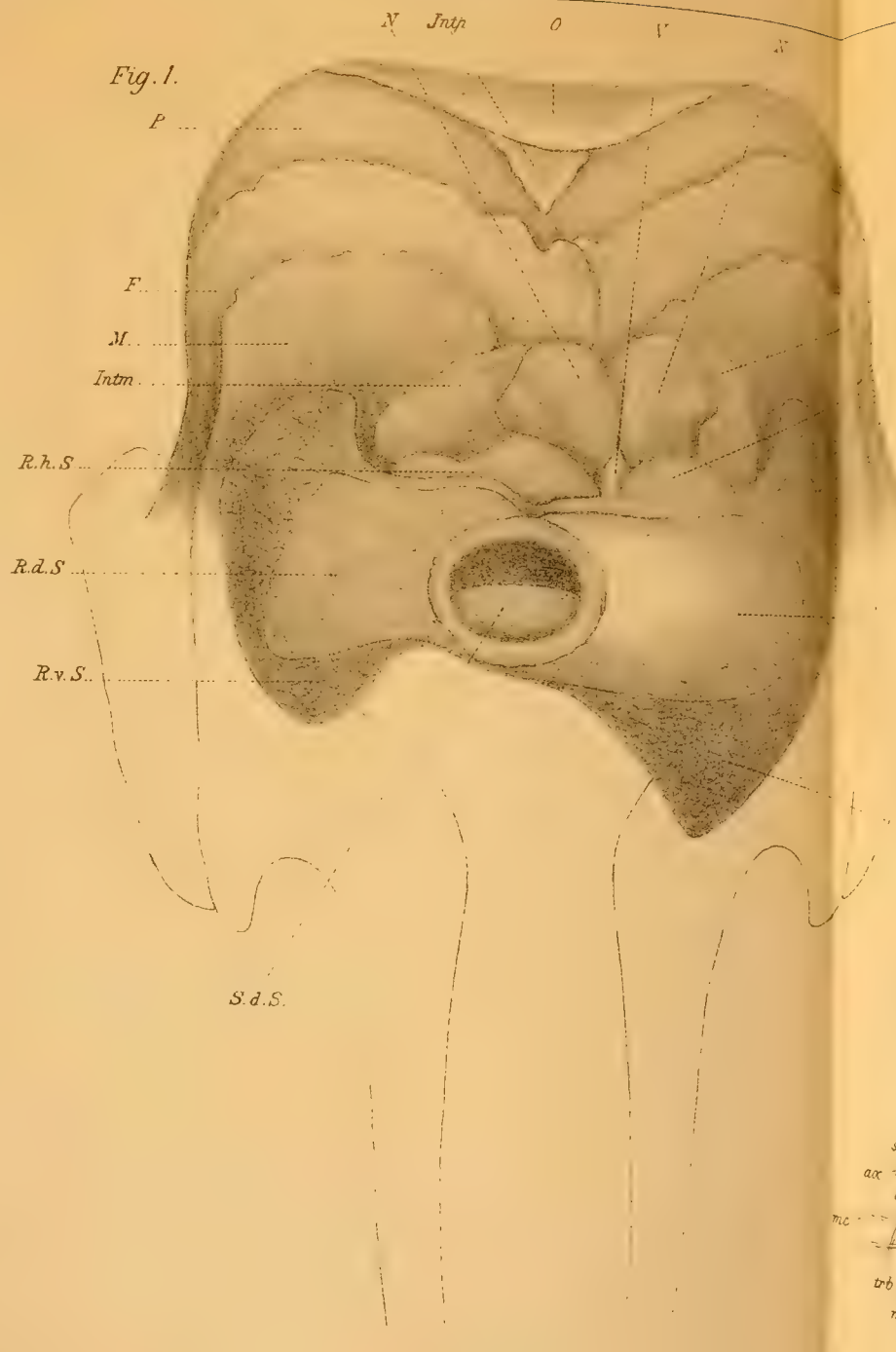


Fig. 3.

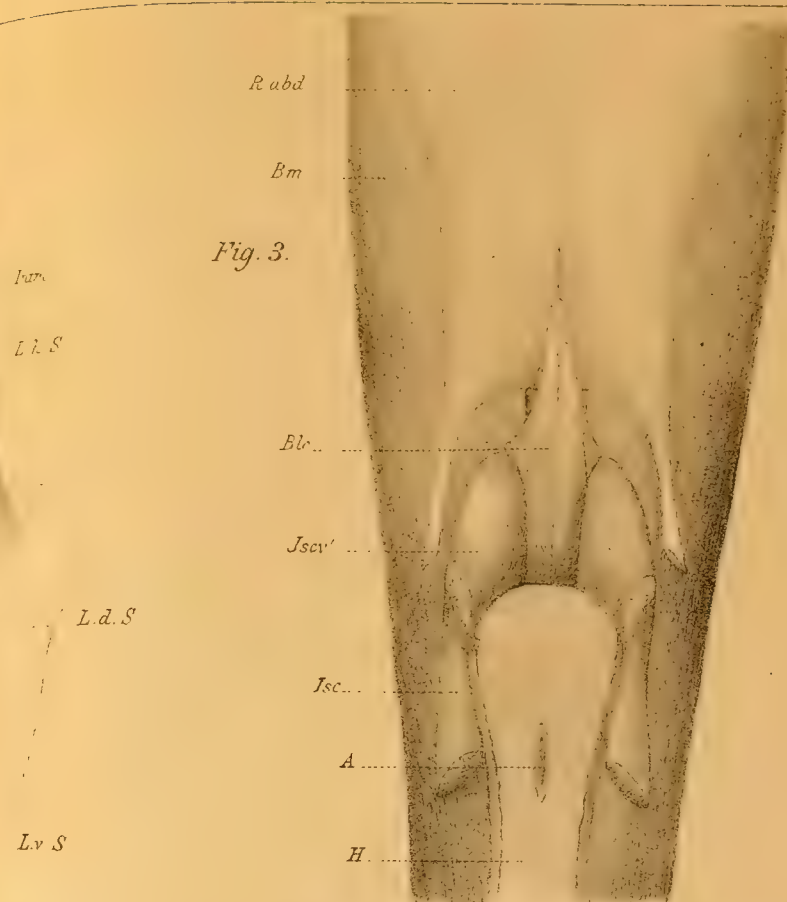


Fig. 9.





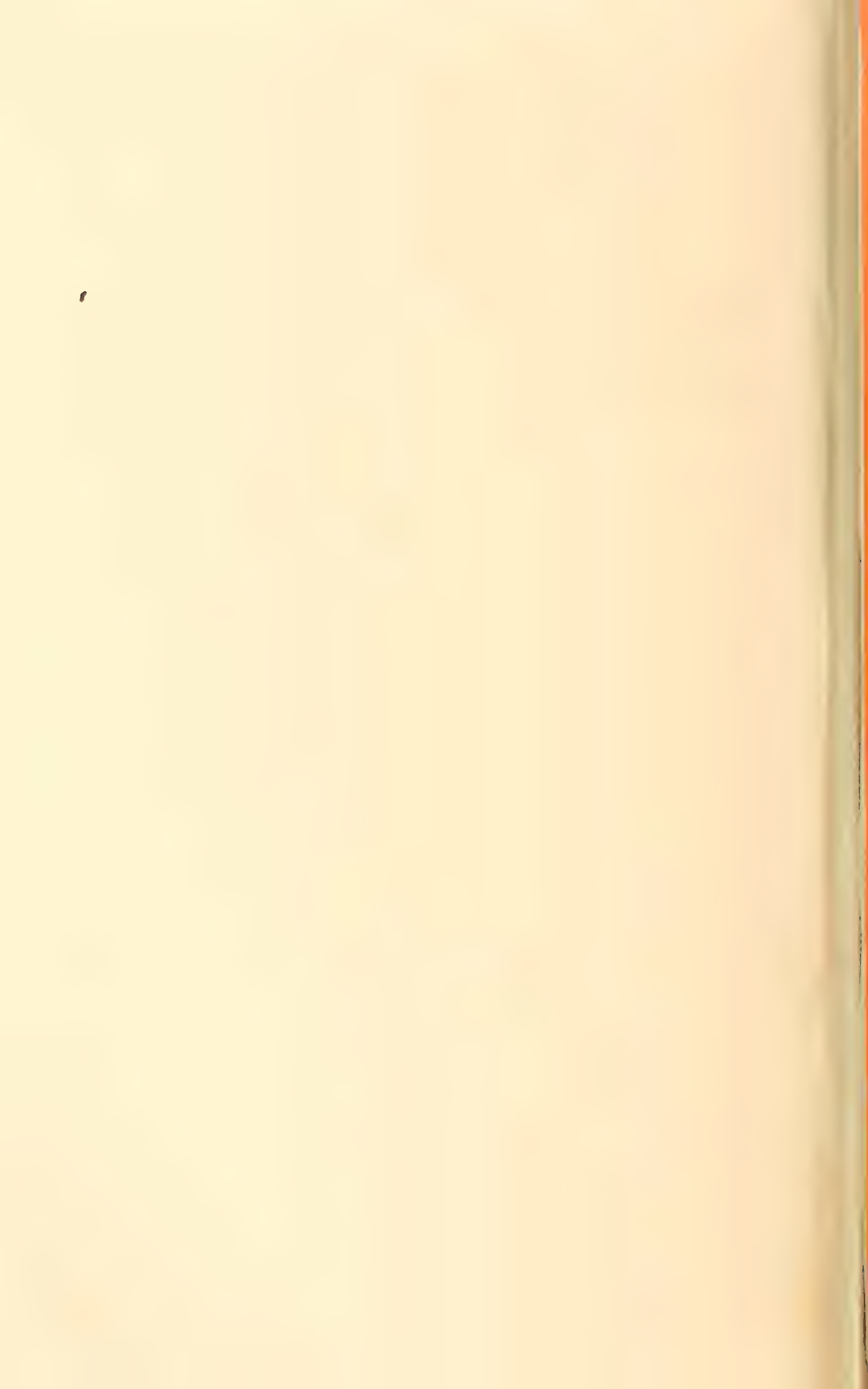


Fig. 4.

S. 1.

Ch. 1.

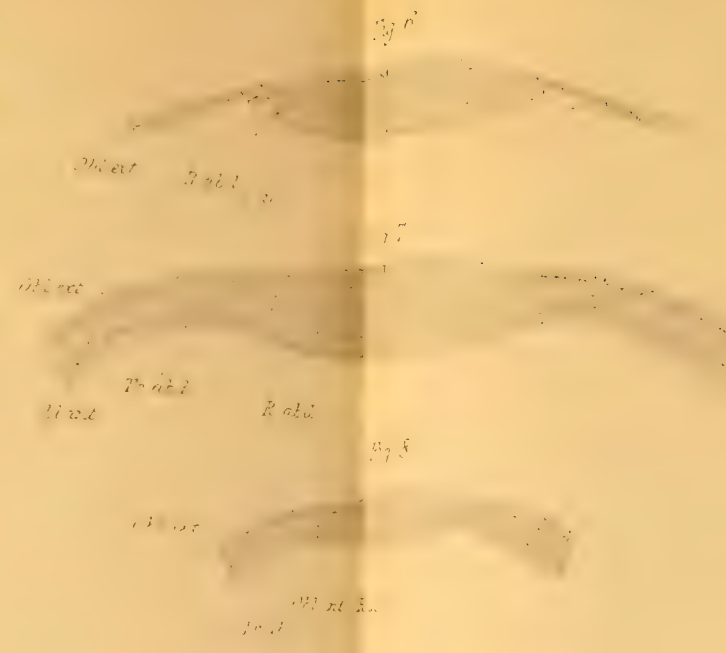
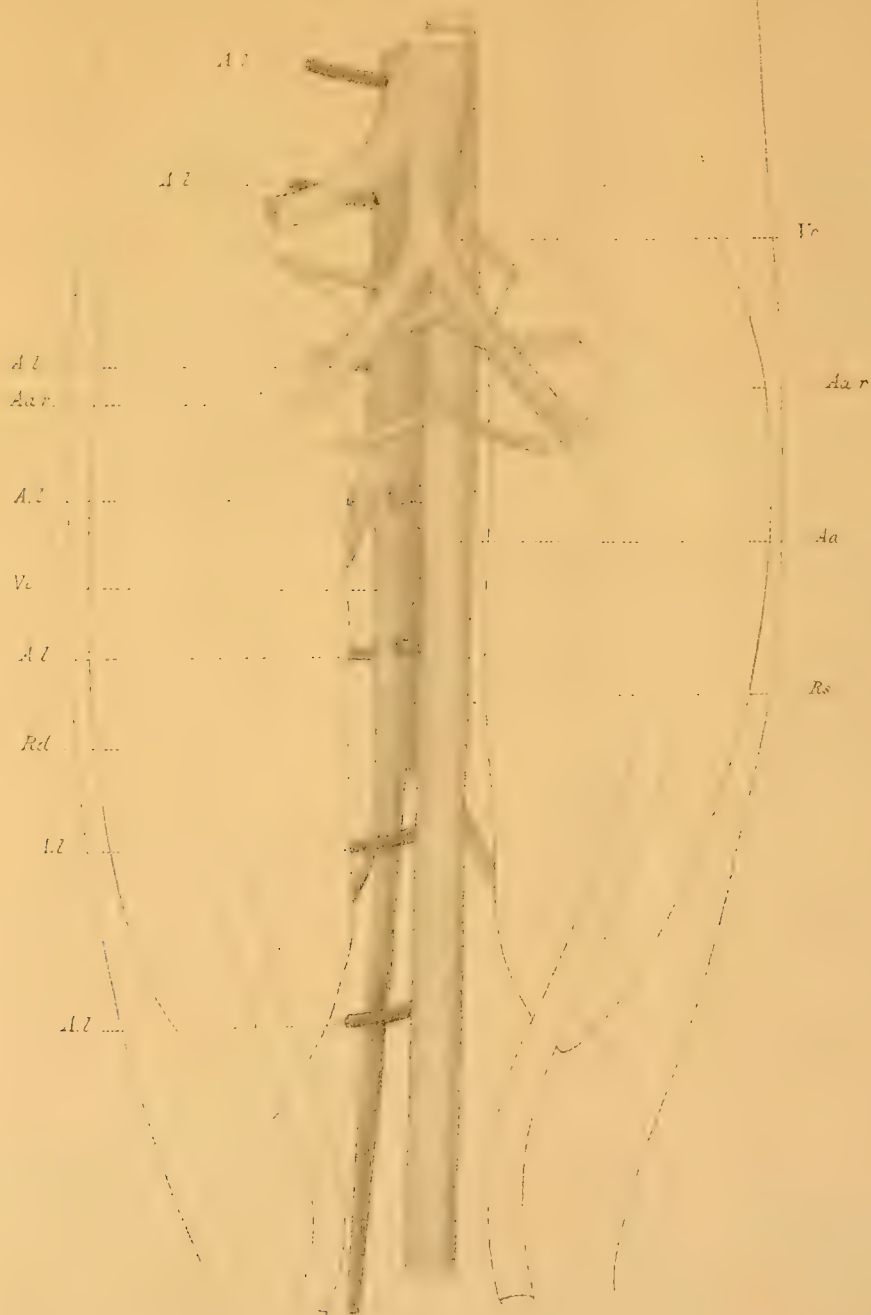






Fig. 10





# DER VENENSINUS DES FROSCHHERZENS

PHYSIOLOGISCH UNTERSUCHT

VON

ROBERT TIGERSTEDT UND CARL A. STRÖMBERG.

MIT 3 TAFELN.

MITTHEILUNG VOM PHYSIOLOGISCHEN LABORATORIUM DES CAROLINISCHEN  
MEDICO-CHIRURGISCHEN INSTITUTS IN STOCKHOLM.

MITGETHEILT DEN 14 SEPTEMBER 1887 DURCH CHR. LOVÉN.



STOCKHOLM, 1888.  
KONGL. BOKTRYCKERIET.  
P. A. NORSTEDT & SÖNER.





Unter den verschiedenen Theilen des so oft untersuchten Froschherzens ist unseres Wissens der Venensinus an und für sich bis jetzt noch gar nicht untersucht worden. Angesichts der Thatsachen, dass die Herzcontraction von dem Venensinus ausgeht, sowie dass die in demselben gelagerten Gangliencellen jedenfalls einen sehr bedeutenden Einfluss auf die Bewegung des gesammten Herzens ausüben, scheint eine eingehende physiologische Untersuchung des isolirten Sinus nicht ohne Bedeutung für die Kenntniss der Herzinnervation zu sein, und dies um so mehr, als die Ermittlungen LOVÉNS <sup>1)</sup> ueber den Vorhof des Froschherzens und sein Verhältniss bei Reizung mit einzelnen Inductionsströmen neue Thatsachen kennen gelehrt haben, welche zu einer Untersuchung des Sinus lebhaft auffordern. Die experimentellen Arbeiten, welche der vorliegenden Abhandlung zu Grunde liegen, sind während der letzten zwei Jahren mit einigen, von äusseren Umständen bedingten Unterbrechungen hier ausgeführt worden, und zwar hauptsächlich an *Rana temporaria*, weil die grössere und sonst leichter zu präparirende *Rana esculenta*, wegen der Schwierigkeit sie in unserem kalten Klima genügend leistungsfähig aufzubewahren, nicht für unseren Zweck verwendbar war.

## Kap. I.

### Die Versuchsmethode.

Bei allen Untersuchungen, wo es gilt die Leistungen eines hohlen Muskels kennen zu lernen, ist es von grossem Vortheil seine Zuckungen mittelst eines Manometers aufzuschreiben, weil bei jeder anderen Methode die Zuckungen graphisch dar-

---

<sup>1)</sup> LOVÉN, Ueber die Einwirkung von einzelnen Inductionsströmen auf den Vorhof des Froschherzens: in Mittheilungen vom physiologischen Laboratorium in Stockholm, Heft. IV; 1886.

zustellen jedes einzelne Muskelbündel nicht in derselben Weise auf die Gesamtleistung einwirken kann. Bei unserem Object war dies um so mehr dringend, als bei nicht gefülltem Sinus es ganz unmöglich wäre den Reiz einigermaassen scharf zu lokalisiren und eine lokalisirte Reizung jedenfalls nothwendig ist, um eine nähere Kenntniss der Innervationsvorgänge zu erhalten. In seiner Arbeit ueber den Bulbus des Froschherzens hatte uebrigens ENGELMANN schon nachgewiesen, dass sehr kleine hohle Muskeln bei zweckmässiger Anordnung der Versuche die Verwendung des Quecksilber-Manometers ohne besondere Schwierigkeiten gestatten. <sup>1)</sup>

Unser Manometer, welches in Fig. 1. dargestellt ist, war im Wesentlichen demjenigen von ENGELMANN nachgebildet. Der Schwimmer, *s*, war mit einem fast equilibrirten Hebel aus Aluminium, *h*, verbunden, und zwar solcher Art, dass seine Excursionen 10-mal vergrössert auf eine rotirende Trommel nach der Construction KNOLLS aufgezeichnet wurden. Die Friction der Schreibfeder, welche wir im Anfang aus fein zugespitztem Fischbein herstellten, schien jedoch, bei der verhältnissmässig geringen Kraft des Sinus, unsere Bemühungen ganz zu vereiteln. Schliesslich gelang es uns aber unter Anwendung eines zarten Kopfhaares (ein Barthaar war dazu viel zu grob) die Friction genügend klein zu machen, um gute graphische Darstellungen zu erhalten. Das Haar darf aber nicht unmittelbar an dem Aluminium-Hebel angebracht werden, sondern nur unter Vermittelung eines dünnen Fischbeinstückes, welches federnd wirkt und das Haar gegen die Trommel sanft andrückt. Wenn das Haar die Bewegungen des Hebels treu wiedergeben soll, darf es nur sehr kurz sein, weil es sonst sich biegt und an der Trommel hängen bleibt. Die registrirende Trommel wurde unter Anwendung der Wasserwaage stets so gestellt, dass ihre Achse und die Schreibfläche genau vertical standen, damit bei der Rotation keine Fehler durch eine verschieden starke Friction entstehen möchten.

Der Sinus wurde an eine Perfusionscanüle nach KRONECKER, *c*, in folgender Weise gebunden. Der Frosch wurde getödtet und der Brustkasten geöffnet; sämmtliche zu- und abführende Gefässe mit Ausnahme der Vena cava inferior gebunden und

<sup>1)</sup> ENGELMANN, Archiv für die ges. Physiologie, Bd. XXIX, S. 425—469; 1882.

darnach die Canüle in letztgenanntes Gefäss eingesetzt. Dann wurde das ganze Herz ohne jede feinere Präparation aus dem Körper herausgeschnitten und die Canüle an das mit einem Glashahn,  $g$ , versehene T-förmige Rohr,  $z$ , welches vom Manometer durch Wegziehen des Schlauches,  $g$ , entfernt war, geschraubt. Nun wurde das Herz mit 0,6 % Kochsalzlösung oder mit verdünntem Kaninchenblut gefüllt, und dann die Lungen und uebrige in Zusammenhang mit dem Herzen herausgeschnittenen Organe weggeschnitten. Von besonderer Wichtigkeit ist es das Pericardium, natürlich unter peinlichster Schonung des Sinus, ganz vollständig zu entfernen; nur dann kann man alle Theile des Herzens vollkommen deutlich von einander abgrenzen. Schliesslich wurde eine Ligatur dicht unterhalb der Grenze zwischen Sinus und Vorhof angelegt, und die Vorhöfe sammt der Kammer abgetrennt. Derjenige Theil des Vorhofes, welcher zwischen der Sinusgrenze und der Ligatur zurückblieb, war, wenn nicht das Gegentheil besonders bemerkt ist, ganz minimal und uebte nimmer eine Wirkung auf die graphische Darstellung der Sinus-contractionen aus.

Das T-rohr wurde dann mittelst des Schlauches,  $s$ , mit dem Manometer verbunden; die im Systeme befindliche Luft wurde selbstverständlich mit der grössten Sorgfalt entfernt, und dann Flüssigkeit, 20 % Kaninchenblut und 80 % physiologische Kochsalzlösung, in das Rohr bis zu der oberen Oeffnung des Hahnes eingegossen. Dieser Druck, welcher 75 Mm. betrug, war bei allen Versuchen constant. Von Zeit zu Zeit wurde durch Oeffnen des Schlauches  $q$  die Flüssigkeit aus dem Sinus entfernt und frisches verdünntes Blut durch das Rohr eingefüllt.

In der Regel hielten wir den Sinus, um ihn vor Vertrocknung zu schützen, in einem mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllten Gefäss eingesenkt. Nur wo wir die Reizung scharf lokalisiren wollten, haben wir den Sinus ganz aus der Flüssigkeit herausgehoben.

Die laufende Zeit wurde mittelst zwei Lufttrommeln MAREYS angegeben (siehe Fig. 2). Das Pendel eines Metronomes,  $M$ , spielte gegen die eine dieser Trommeln,  $T_1$ ; deren Bewegungen wurden auf die andere,  $T_2$ , welche an der registrirenden Fläche schrieb, uebertragen. Ein Schlag des Metronomes betrug bei allen Versuchen  $\frac{1}{100}$  Minute: die Zeit ist daher ueberall, wo



nichts Anderes bemerkt ist, in  $1_{100}$  Minuten angegeben. Um den Augenblick der Reizung zu markiren benutzten wir noch eine dritte Trommel MAREYS,  $T_3$ , welche durch das T-rohr,  $n$ , mit den anderen Trommeln,  $T_1$  und  $T_2$ , verbunden war. Der Hebel der letzterwähnten Trommel,  $T_3$ , stand in unmittelbarer Berührung mit einem elektrischen Schlüssel,  $Q$ , welcher bei tetanisirender Reizung als Nebenschliessung in der secundären Strombahn, und bei Reizung mit einzelnen Inductionsströmen direct in der primären Leitung eingeschaltet war. Die geringste Bewegung des Tasters uebte einen Druck auf die Trommel,  $T_3$ , aus; dadurch wurde die Luft im ganzen Systeme der drei Trommeln verdichtet, und die Trommel  $T_2$  schrieb an einer höheren Abscisse, wie dies Fig. 4 zeigt ( $a$  Anfang,  $b$  Ende der Reizung). Hierdurch wurde also der Augenblick und die Dauer der Reizung mit genügender Genauigkeit angegeben <sup>1)</sup>.

Um den Sinus zu reizen bedienten wir uns zuerst eines sehr einfachen Verfahrens: wir benutzten nämlich als die eine Elektrode die Perfusionscanüle selbst und als die andere einen bis nahe an seine Spitze durch Glas isolirten Platindraht, welcher in der den Sinus umgebenden Flüssigkeit in einer kleinen Entfernung von demselben endigte. Um aber den Reiz zu lokalisiren genügte dies Verfahren natürlich nicht. Wir liessen daher den in Fig. 3 abgebildeten Reizapparat uns machen. Die gläserne Schaafe,  $a$ , wurde zur Hälfte mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllt; darin wurde der Sinus aber nur zwischen den Reizungsversuchen gesenkt, bei der Reizung selbst war er dagegen immer davon herausgehoben. Die dicht an einander gestellten und bis gegen ihre Spitzen sorgfältig von einander durch Paraffin isolirten Platinelektroden,  $p, p$ , laufen ueber ein rechtwinkliges Elfenbeinstück,  $e$ , nach den Schrauben,  $r, r$ . Durch die Schraube,  $f$ , können die Elektroden in radiärer Richtung verschoben werden; die Verschiebung in verticaler Richtung geschieht durch die Schraube,  $g$ ; endlich kann das ganze System durch Drehung um die Achse,  $k$ , ringsherum geführt sowie in jeder Stellung durch die Schraube,  $m$ , festgesetzt werden. Die Enden der Platinelektroden sind kreisförmig gebogen, damit sie beim Andrücken an den Sinus auf ihn keinen mechanischen Insult

<sup>1)</sup> Vgl. ENGELMANN, a. a. o. S. 441, wo eine ähnliche Vorrichtung beschrieben ist.



ausüben mögen. Mit diesem Apparat kann die Reizung an jedem beliebigen Orte des Sinus lokalisirt werden.

Bei Versuchen ueber die Einwirkung von verschiedenen Wärmegraden auf die Bewegungen des Venensinus haben wir in das grössere Gefäss, in welches wir in der Regel den Sinus eingesenkt hatten, ein kleineres Gefäss eingesetzt, welches mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllt wurde. In das umgebende Gefäss haben wir dann Wasser von verschiedener Temperatur oder Eis gebracht, und mittelst eines im inneren Gefäss angebrachten Thermometers die Temperatur der den Sinus umgebenden Flüssigkeit bestimmt.

## Kap. II.

### Allgemeine Charakteristik des isolirten Venensinus.

Die gewöhnliche Form der Contractionen des Sinus bei gewöhnlicher Zimmertemperatur ist aus den Figg. 5 und 6 ersichtlich. Die kleinen vertikalen Striche bedeuten Metronomschläge ( $\frac{1}{100}$  Minuten). Bei der Systole erhebt sich die Curve ununterbrochen zum Maximum und senkt sich dann, wieder ohne jede Unterbrechung, allmählich bis zur Ruhestellung. Dann folgt die Pause. Der aufsteigende Theil der Curve ist in der Regel ein wenig steiler, wie der absteigende; der letztere fällt oft zuletzt so langsam herab, dass die Pause nicht gut markirt als eine vollständige Ruhelage zwischen zwei Contractionen sich abhebt. Zuweilen ist aber auch kein Unterschied zwischen dem aufsteigenden und dem absteigenden Theil der Curve zu bemerken.

In einigen wenigen Fällen haben wir Curven anderer Form gefunden. Dieselben zeigen nicht dieselbe stetige Krümmung wie die uebrigen Curven, sondern haben auf der Höhe der Zuckung eine kleine Einsenkung, wie es am besten in den drei ersten Zuckungen Fig. 7 dargestellt ist. Ueberall wo wir diese Einsenkung begegnet haben, nimmt sie ziemlich genau die Mitte der Zuckung ein.

Die natürlichste Erklärung dieser Zuckungs-Curven ist die, dass die nach der Einsenkung folgende Erhebung die Wirkung eines kleinen Vorhofsrestes darstellt, obgleich bei Versuchen, wo

wir absichtlich einen grösseren Theil des Vorhofes mitgenommen haben, die Vorhofsecontraction erheblich länger wie die nach der Einsenkung folgende Abtheilung der hier zu besprechenden Contractionen währt (vgl. in dieser Hinsicht Fig. 8, wo *a* die Contraction des Sinus, *b* diejenige des Vorhofes bezeichnet). Dies zeigt, dass der betreffende Theil des Vorhofes jedenfalls nicht sehr gross gewesen ist. Uebrigens haben wir, wenn nicht anders ausdrücklich bemerkt ist, bei der Zusammenstellung unserer Versuchsergebnisse solche zweigipflige Curven nicht verwendet.

Es scheint aber, dass auch, unabhängig von einem eventuell zurückgebliebenen Reste des Vorhofes, eine der eben besprochenen ähnliche Einsenkung zuweilen vorkommt, wie z. B. in dem folgenden Versuch (s. Figg. 9—12, welche sämmtlich einem und demselben Versuche entstammen). Um 1.40 n. M. zeigt die Sinus-Contraction die gewöhnliche, von uns als typisch bezeichnete Form (Fig. 9); 20 Minuten später ist aber das Maximum der Contraction nicht mehr abgerundet, sondern stellt sich als eine der Abscisse parallell verlaufende Linie dar (Fig. 10); nach noch 30 Minuten und später ist die Einsenkung vollkommen ausgeprägt (Figg. 10 und 11). Ferner muss bemerkt werden, dass bei einigen Versuchen, wo anfangs die Einsenkung da war, dieselbe in Folge einer Reizung verschwand, um früher oder später darnach wieder zurückzukommen. Mit anderen Worten, die Einsenkung kann sich während der Dauer eines Versuches einstellen, auch wenn sie nicht vom Beginn an da war, und sie kann in Folge einer Reizung zum Verschwinden gebracht werden. Im ersten Falle kann aber die Kraft des Sinus durch die mannigfachen Schädlichkeiten, welche auf ein aus dem Körper herausgeschnittenes Präparat einwirken, herabgesetzt sein, im zweiten aber durch die Reizung erhöht werden. Die Contraction muss hier leichter, dort mit grösserer Schwierigkeit ablaufen.

Es kann also möglich sein, dass in den hier besprochenen Fällen die Ursache der Einsenkung in der Schwierigkeit liegt, mit welcher der Sinus im Manometer sich entleert. Denn bekanntlich hat MAREY eine ähnliche Erscheinung an der Pulscurve gefunden, eben in Fällen wo der Widerstand im arteriellen Systeme gross im Vergleich mit der Kraft des Herzens ist, z. B. bei den senilen Veränderungen der Arterienwand <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> MAREY, *La circulation du sang*; Paris 1881; S. 268 folg.

Wenn dieser Erklärungsversuch, dass also die Einsenkung, wenigstens in einigen Fällen, durch die Schwierigkeit der Sinus sich zu entleeren bedingt ist, richtig wäre, so ist dadurch keineswegs bewiesen, dass ein Rest der Vorhofes dabei nicht betheiligt sein konnte. Denn bei einer schnell verlaufenden Zuckung des Sinus kann das ganz minimale Restchen des Vorhofes, welches in der Ligatur gefasst ist, keine sichtbare Wirkung auf die Flüssigkeit ausüben. Anders aber wenn die Entleerung des Sinus langsam geschieht: dann tritt die Flüssigkeit langsamer von seiner Höhle heraus und die eventuelle Contraction des Vorhofsrestes kann also bei der Bewegung der Flüssigkeit sich deutlich geltend machen. Wie es auch mit dieser Erscheinung, welche eine nähere Untersuchung nicht werth zu sein scheint, sein mag, wir haben es bei den folgenden Zusammenstellungen unserer Versuchsergebnisse vermieden, auch diejenigen Versuche zu verwerthen, wo die zuletzt besprochene kleine Einsenkung in der Curve aufgetreten ist.

In diesem Zusammenhang wollen wir ausdrücklich betonen, dass die Art, wie wir im Allgemeinen den Sinus von den uebrigen Theilen des Herzens abgebunden haben (s. oben S. 5), die Form und den Character der Zuckung gar nicht verändert hat. Um dies zu entscheiden, haben wir nämlich bei einigen Versuchen zuerst die Ligatur in der gewöhnlichen Weise dicht unterhalb der Sinusgrenze gelegt; dann eben in der Sinusgrenze selbst und zuletzt ein wenig oberhalb derselben. Die Form der Contractionen war in allen Fällen dieselbe; nur waren die Contractionen in letzterwähntem Falle sehr klein, so dass es, wenn auch nicht unmöglich, jedenfalls sehr schwierig gewesen wäre bestimmte Ergebnisse bei der Reizung des Sinus zu bekommen. Uebrigens ist es ja nothwendig, die wichtige Grenze zwischen Sinus und Vorhof mit ihren Gangliencellen unversehrt beizubehalten. Um die hier besprochenen Verhältnisse anschaulich zu machen, theilen wir die Curven Figg. 13, 14 und 15 mit; in Fig. 13 ist ein Theil des Vorhofes absichtlich in der Ligatur gefasst; die Folge davon ist die ganz minimale Erhebung am absteigenden Theil der Curve. In Fig. 14 ist an demselben Präparat die Ligatur an der Grenze gelegt: die Curve verläuft jetzt ganz stetig wie die früher als typisch beschriebene Contractioncurve. Endlich stellt Fig. 15 die Sinuscontractionen nach Unterbindung oberhalb der Grenze dar.



Die *Pulsfrequenz* des isolirten Sinus variirt natürlich von dem einem Präparate zu dem anderen. Um eine Vorstellung davon zu geben, haben wir bei 25 nach einander gemachten Versuchen die Zahl der Contractionen während einer Minute gleich nach der Herstellung des Präparates bestimmt. Die Ergebnisse sind in der folgenden kleinen Tabelle dargestellt.

*Pulsfrequenz des isolirten Venensinus in 1 Minute*

Pulsfrequenz.	Zahl der Versuche.	% der Versuche.
60 .....	2	8
50—55 .....	3	12
40—49 .....	14	56
30—39 .....	5	20
20—29 .....	1	4

Die mittlere Pulsfrequenz ist also 40—49 in der Minute. Diese Zahl ist in so fern beachtungswerth, als LOVÉN für die mittlere Pulsfrequenz des von der Kammer isolirten Vorhofes nur 15 fand<sup>1)</sup>. Unsere Zahl für die Frequenz der Sinuscontractionen stimmt dagegen mit der mittleren Frequenz des ganzen unbeschädigten Froschherzens, welche auf 43 angeschlagen werden kann, vollständig überein.

Die Zahl der Contractionen hält sich während der Dauer eines Versuches längere oder kürzere Zeit unverändert, um dann allmählich abzunehmen. Ganz reine Ergebnisse hierüber können wir jedoch nicht mittheilen, weil wir nicht ueber Versuche verfügen, bei welchen der Sinus vollständig ungestört während längerer Zeit gearbeitet hätte, denn es wurde von Zeit zu Zeit Reizungen ausgeführt, welche möglicherweise nicht nur während und unmittelbar nach der Reizung, sondern auch mehr weniger dauernd auf die Contractionsfolge eingewirkt haben. Ferner wurde nach Bedürfniss neues Blut perfundirt, wodurch, wie sogleich näher berichtet wird, eine nicht unerhebliche Wirkung auf die Schlagfolge ausgeübt wird. Um jedoch eine Vorstellung von den Veränderungen in der Zahl der Contractionen, welche nach der Präparation allmählich sich einstellen, zu geben, werden wir hier aus unseren Versuchen einige Beispiele mittheilen, wobei wir ausdrücklich bemerken, dass alle die jetzt mitzutheilenden Pulsfrequenzen vor jeder Erneuerung von Blute beobachtet sind.

<sup>1)</sup> LOVÉN, a. a. O. S. 9.



*Versuch I.* Pulsfrequenz in 6'': um 2.8 n. M. 6; um 2.15 n. M.  $6\frac{1}{2}$ ; um 2.25 n. M. 6.

*Versuch II.* Pulsfrequenz in 6'': um 2.45 n. M. 5; um 3.0 n. M.  $4\frac{1}{2}$ ; um 6.15 n. M.  $3\frac{1}{2}$ .

*Versuch III.* Pulsfrequenz in 6'': um 1.50 n. M.  $4\frac{3}{4}$ ; um 2.40 n. M.  $3\frac{1}{2}$ .

Bei anderen Versuchen zeigte sich der Sinus viel weniger leistungsfähig. Die Pulzfrequenz nimmt während einer relativ kurzen Zeit schnell ab, wie z. B. bei den folgenden Versuchen.

*Versuch VIII.* Pulsfrequenz in 6'': um 1.25 n. M. 5; um 2.10 n. M.  $3\frac{1}{2}$ .

*Versuch XXVI.* Pulsfrequenz in 6'': um 6.45 n. m. 6; um 7.19 n. M.  $4\frac{1}{4}$ .

Dabei werden in der Regel die Contractionen immer kleiner; die gesammte Leistungsfähigkeit des Sinus nimmt also fortwährend ab.

Einen sehr günstigen Einfluss uebt eine *Perfusion* von frischem Blute aus. Die Zuckungen werden im Allgemeinen kräftiger und, wenn die Frequenz abgenommen hat, wird sie wieder grösser. Dies zeigen z. B. die Figg. 5, 16 und 17, welche dem Versuch III entstammen. Nachdem der Sinus von 1.50 bis 2.40 n. M. am Manometer gearbeitet hatte, hatten die Zuckungen, welche am Anfang des Versuches ziemlich gross (s. Fig. 5) waren, nun mehr eine recht unbedeutende Höhe (s. Fig. 16). Ihre Frequenz hatte von  $4\frac{3}{4}$  auf  $3\frac{1}{2}$  in 6'' abgenommen. Dann wurde eine Perfusion gemacht und unmittelbar darauf die Curve Fig. 17 geschrieben. Wie dieselbe zeigt, ist die Kraft des Sinus jetzt viel grösser; die Zahl der Zuckungen ist auf 4 in 6'' gestiegen.

Aus unseren uebrigen Versuchen mag noch das folgende Beispiel mitgetheilt werden, weil es in gewisser Hinsicht eine Ausnahme bildet. *Versuch XXVII.* Die Pulsfrequenz in 6'' ist um 6.45 n. M. 6; um 7.19 n. M.  $4\frac{1}{4}$ . Dann wird eine Perfusion gemacht. Die Pulsfrequenz steigt auf 5 in 6''; die Höhe der Contractionen ist aber, merkwürdiger Weise, jetzt ein wenig *kleiner* wie früher. Vgl. Figg. 18 und 19, welche die Contractionen vor und nach der Perfusion darstellen.

Ferner ist die *Temperatur* der umgebenden Flüssigkeit von grosser Bedeutung. Wenn man von gewöhnlicher Zimmertemperatur ausgeht, findet man dass eine Steigerung der Temperatur die Pulsfrequenz erhöht und den Umfang der Contractionen vermindert. Umgekehrt wirkt eine Abkühlung: dadurch wächst die Contractionsgrösse und die Frequenz nimmt, oft in sehr bedeutendem Grade, ab. Besser wie jede, noch so ausführliche Beschreibung lassen die Curven Figg. 20—26 (Versuch X) die bei der Veränderung der Temperatur hervortretenden Erscheinungen uebersehen. Ueber die Einzelheiten der betreffenden Versuche ist folgendes zu berichten.

*Versuch X.* Der Versuch wurde um 6.10 n. M. begonnen. Die Temperatur ist  $20^{\circ}$  C. Aus der Form der sehr grossen Contractionen, Fig. 20, scheint hervorzugehen, dass ein winziger Rest des Vorhofes mitgenommen ist, denn sie zeigen nicht die wellenförmige Curve, welche wir oben als typisch bezeichnet haben, sondern die Contraction hält sich ziemlich lange auf ihrem Maximum bevor sie sich wieder gegen die Abscisse senkt. Jedenfalls ist der etwaige Rest des Vorhofes sehr klein, denn die Curve zeigt keine Spur einer Unstetigkeit, welche sonst immer sich darstellt, wenn der Vorhofsrest einigermaassen bedeutend ist. Die Pulsfrequenz in 6" ist = 4.

Jetzt wird der Sinus auf  $31^{\circ}$  C. erwärmt. Wie Fig. 21 zeigt, sind die Contractionen jetzt viel kleiner; ihre Frequenz ist aber auf 6 in 6" gestiegen.

Bei einer Temperatur von  $29^{\circ}$  C. sind die Contractionen fortwährend klein, obgleich ein wenig grösser wie eben vorher. Ihre Zahl in 6" ist jetzt 5. Uebrigens zeigt das Präparat eine bestimmte Tendenz in Gruppen von je zwei Contractionen zu schlagen: diese Gruppenbildung wird jedoch durch eine interponirte tetanisirende Reizung für einige Zeit aufgehoben, um später wieder zurückzukommen. Vgl. Fig. 22.

Nun wird der Sinus auf  $27^{\circ}$  C. abgekühlt und zur selben Zeit mit frischem Blut perfundirt. Die Zuckungen sind jetzt viel steiler wie eben vorher: ihre Frequenz aber kleiner, bez.  $4\frac{1}{2}$  in 6". Die Gruppenbildung ist im Anfang nicht zu finden; sie stellt sich aber bald wieder ein und verhält sich im Wesentlichen wie bei  $29^{\circ}$  C. Vgl. Fig. 23.

Bei jetzt folgender Abkühlung auf  $12^{\circ}$  C. sind die Contractionen erheblich grösser, wie am Anfang des Versuches; keine Gruppenbildung ist während des ganzen Abschnittes

zu bemerken. Die Pulsfrequenz in 6'' ist kaum 2. Vgl. Fig. 24.

Bei Abkühlung auf 6° C. werden die Contractionen ausserordentlich ausgezogen und sehr wenig frequent: die Pulsfrequenz ist nämlich nur 1.3 in 6''. Vgl. Fig. 25.

Erwärmung auf 15° C. und Perfusion von frischem Blute machen die Contractionen wieder frequenter und weniger ausgezogen. Ihre Frequenz in 6'' ist 3 bis 3½. Vgl. Fig. 26.

Bei wiedergeholter Erwärmung auf 25° resp. 28° C. werden die Contractionen wie früher sehr schnell und klein. Ihre Frequenz ist in beiden Fällen 6 in 6''; keine Gruppenbildung ist zu bemerken.

Als allgemeine Regel gilt, dass bei niedriger Temperatur und kleiner Pulsfrequenz die Contractionen lang ausgezogen sind. Je höher die Temperatur steigt und je grösser die Pulsfrequenz wird, um so schneller verlaufen sie dagegen.

Der besseren Uebersicht halber stellen wir die Pulsfrequenz bei den verschiedenen Wärmegraden hier tabellarisch zusammen; um das Beobachtungsmaterial vollständig vorzulegen, fügen wir noch die laufenden Zeiten hinzu.

Nr.	Zeit.	Temperatur.	Pulsfrequenz in 6''.
6	7.5	6° C.	1.3
5	6.50	12°	2
7	7.25	15°	3—3.5
1	6.15	20°	4
8	7.55	25°	6
4	6.30	27°	4.5
3	6.25	29°	5
2	6.19	31°	6.25

Mit Ausnahme einer einzigen Bestimmung (No 8), welche uebrigens die letzte des ganzen Versuches ist, zeigen die eben mitgetheilten Zahlen eine sehr grosse Gesetzmässigkeit. Und es kann ja kaum als eine wirkliche Ausnahme gelten, wenn ein Präparat, welches bis auf 6° C. abgekühlt gewesen, bei Erwärmung auf 25° C. eine eben so schnelle Pulsfrequenz zeigt, wie es sonst nur bei Erwärmung auf 31° C. hat.

Wir möchten noch einige andere Beispiele ueber die Einwirkung der Temperatur auf die Schlagfolge des Sinus in grösster Kürze mittheilen, um die eben besprochenen Ergebnisse noch ferner zu bestätigen.

*Versuch IX.* Frosch soeben aus dem Eisschrank genommen. Beginn des Versuches um 12 Uhr; Ende um 2 Uhr n. M. Die Pulsfrequenz bei verschiedener Temperatur ist aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich.

Nr.	Zeit.	Temperatur.	Pulsfrequenz in 6".
1	12.0	Zimmertemperatur.	3—3.5
5	12.50	4° C.	0.9
3	12.13	5°	0.7
7	1.10	7°	1.0
2	12.10	10°	1—1.5
10	2.0	"	1.5
8	1.20	16°	2.5
4	12.20	20°	3—3.5
6	1.0	"	4
9	1.55	30°	7

Ganz wie im Versuch X sind hier die Contractionen des Sinus bei niedriger Temperatur sehr ausgezogen; am kräftigsten sind sie bei einer mittleren Temperatur; bei 30° C. sind sie ausserordentlich klein.

*Versuch XI.* Die Pulsfrequenz bei verschiedener Temperatur geht aus der folgenden Zusammenstellung hervor. Beginn des Versuches um 11.30 n. M.

Nr.	Zeit.	Temperatur.	Pulsfrequenz in 6".
8	1.15	7° C.	1.5
7	1.8	9°	1.75
6	1.0	11°	2
9	1.30	18°	3.5—3.75
1	11.30	21°	4.5
5	12.50	"	3—3.75
4	12.0	26°	5
3	11.50	27°	5.75
2	11.40	31°	?

Bei einer Temperatur von 31° C. werden die Contractionen so klein, dass sie nicht mehr zu zählen sind; am Ende des Versuches um 1.40 n. M. zeigt sich diese Erscheinung schon bei einer Temperatur von 27° C.

Die Ausdauer des Sinus bei einer höheren Temperatur wie 31° C. haben wir nicht untersucht; die bei dieser Temperatur bei einigen Versuchen (IX und XI) hervortretende sehr starke Verminderung der Zuckungshöhe, welche so weit ging, dass die Zuckungen entweder gar nicht oder nur mit der grössten Schwierigkeit unterschieden werden konnten, scheint



jedenfalls darauf hinzudeuten, dass der Sinus lange nicht die wunderbare Widerstandsfähigkeit besitzt, welche nach ENGELMANN dem Bulbus Aortae eigen ist<sup>1)</sup>. Dagegen stimmt der Sinus in so fern mit dem Bulbus ueberein, dass auch er nach stattgefundener Erwärmung auf eine hohe Temperatur, bei welcher die Contractionen nicht mehr unterscheidbar waren, bei jetzt folgender Abkühlung wieder in höherem Grade leistungsfähig wird.

Die *mechanische Arbeit*, welche von dem Sinus ausgeführt werden kann, ist, mit Hinsicht auf die grosse Zartheit seiner Wände, keine unbedeutende, wie dies uebrigens nach den Ermittlungen von SANTESSON<sup>2)</sup> ueber die Leistungsfähigkeit der Herzkammer zu erwarten ist.

Wenn  $r$  der Radius des Manometerrohres ist,  $\mu$  die Höhe des Ueberdruckes in Millimeter Wasser,  $h$  die Excursion des Schreibhebels,  $s$  das specifische Gewicht des Quecksilbers und  $W$  die Schwere des auf dem Quecksilber ruhenden Armes des Schreibhebels, so ist die mechanische Arbeit des Sinus folgendermaassen zu berechnen. Auf den Sinus lastet bei Beginn der Zuckung ein Druck von  $\mu$  Mm Wasser; am Ende ist der Druck  $(\mu + 2h.s)$  Mm Wasser. Der mittlere Druck während einer Contraction beträgt also  $(\mu + h.s)$  Mm Wasser. Dies entspricht eine Wassersäule von  $(\mu + h.s) \cdot \pi r^2$  Mgm Schwere. Diese Säule wird um die Höhe der aus dem Sinus gepressten Flüssigkeitssäule, d. h.  $h$ , gehoben. Die dazu nöthige Arbeit ist also

$$(\mu + h.s) \times \pi r^2 \times h.$$

Es wird aber auch der Schreibhebel um dieselbe Höhe  $h$  gehoben; die gesammte Arbeit des Sinus ist also

$$(\mu + h.s) \times \pi r^2 \times h + W \times h.$$

Jetzt ist

$$\mu = 75 \text{ Mm.}$$

$$r = 1.35 \text{ Mm.}$$

$$W = 116 \text{ Mgm.}$$

$$s = 13.6.$$

<sup>1)</sup> ENGELMANN, a. a. O., S. 460, folg.

<sup>2)</sup> SANTESSON, Ueber die Kraft und die Festigkeit der hohlen Muskeln des Frosches. Bihang till Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd 12 Afd. 4 Nr 3.

In 50 Versuchen, wo keine Spur von der Einwirkung des Vorhofes auf die Höhe der Zuckung bemerkbar war, haben wir die Zuckungshöhe,  $h$ , bestimmt. Die Ergebnisse sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

*Die Höhe der Contractionen des isolirten Venensinus.*

<i>Zuckungshöhe, Mm. (= die Excursion des Schreibhebels durch die Vergrösserung desselben dividirt.)</i>	<i>Zahl der Versuche, wo am Anfang die entsprechende Zuckungshöhe erreicht wurde.</i>	<i>% der Gesamtzahl der Versuche.</i>
0.03	3	6
0.04	2	4
0.05	8	16
0.06	5	10
0.07	6	12
0.08	3	6
0.09	5	10
0.10	2	4
0.11	2	4
0.12	3	6
0.13	1	2
0.14	2	4
0.15	—	—
0.16	2	4
0.17	—	—
0.18	—	—
0.19	2	4
0.20	1	2
0.21	1	2
0.22	1	2
0.23	1	2

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass die Contractionsgrösse des Sinus innerhalb sehr weiten Grenzen schwankt. Bei 50 % aller Fälle schwankt sie jedoch nur zwischen 0.05 und 0.09 Mm; das arithmetische Mittel ist 0,095 Mm.

Um zu zeigen, wie wenig im grossen Ganzen ein kleiner Rest des Vorhofes, auch wenn er durch eine secundäre Erhebung der Contractioncurve bemerkbar wird, auf die Höhe der Zuckung einwirkt, theilen wir von unseren Versuchen noch die hierher gehörigen mit.

*Die Höhe der Contractionen des isolirten Venensinus + eines kleinen Restes des Vorhofes.*

<i>Zuckungshöhe, Mm.</i>	<i>Zahl der Versuche.</i>	<i>% der Ge- sammtzahl.</i>
0.12	1	14.3
0.14	2	28.6
0.16	1	14.3
0.17	1	14.3
0.18	2	28.6

Nach der oben angeführten Formel berechnet sich die mechanische Arbeit des Sinus, wenn wir die mittlere Höhe der Zuckungen, 0.095, als Werth für  $h$  anwenden, zu

52.5 Mgm-Millimeter.

Der höchste Werth ist

129.5 Mgm-Millimeter;

der niedrigste

16.4 Mgm-Millimeter.

Hierbei muss aber noch bemerkt werden, dass die zum Ueberwinden der Friction nöthige Arbeit bei unseren Berechnungen nicht bestimmt ist, und dass also unsere Werthe nur die untere Grenze der wirklichen Arbeit des Sinus darstellen.

### Kap. III.

#### Die Einwirkung von tetanisirenden Inductionsströmen auf den Venensinus.

Bei unseren Versuchen ueber das Verhalten des Sinus bei Reizung mit tetanisirenden Inductionsströmen haben wir, wie oben bemerkt, die Reizstelle nicht scharf lokalisirt, sondern die Perfusionscanüle selbst als die eine Elektrode benutzt und als die andere einen Platindraht, welcher in der den Sinus umgebenden Flüssigkeit in einer kleinen Entfernung von

ihm endigte, verwendet. Die reizenden Ströme haben also mit grösserer oder kleinerer Dichtigkeit den ganzen Sinus oder einen Theil desselben durchgesetzt.

Um unsere Ergebnisse klar darzulegen, werden wir gesondert betrachten wie der Sinus während der Reizung und unmittelbar nach derselben sich verhält, sowie endlich die fernere Nachwirkung der Reizung näher untersuchen.

Wenn die Reizung nicht zu stark ist, stellt sich, als die unmittelbare Folge derselben, in der Regel eine Acceleration der Schlagfolge ein. Die hierzu nothwendige Stromstärke können wir in einem bestimmten Mass nicht angeben, weil die freie Elektrode nicht bei allen einzelnen Versuchen in derselben Entfernung von dem Sinus endigte; der Strom musste also eine grössere oder kleinere Strecke der Flüssigkeit durchsetzen und hatte daher einen grösseren oder kleineren Widerstand zu ueberwinden. Die primäre Strombahn war von 1 Grove gespeist.

Die Acceleration ist entweder klein oder auch ziemlich gross. Dies scheint aber nicht von der Stärke des reizenden Stromes, sondern vielmehr von der Reizstelle bedingt zu sein. Es ist einleuchtend, dass bei der von uns angewandten Art den Sinus mit tetanisirenden Strömen zu reizen, die grösste Stromdichte in der Gegend der freien Elektrode stattfinden muss. Wenn diese verschiedenen Stellen des Sinus gegenüber angebracht wird, so werden daher verschiedene Punkte verschieden stark gereizt. Nun haben wir aber bei jedem einzelnen der hier zu besprechenden Versuche die freie Elektrode unverrückt gehalten; bei verschiedenen Versuchen aber ist sie willkürlich entweder hier oder dort angebracht worden. Es ist also möglich, dass die Acceleration bei den verschiedenen Versuchen deshalb verschieden gross ausgefallen ist, weil der Strom mit seiner grössten Dichtigkeit verschiedene Punkte durchgesetzt hat. Diese Hypothese zur Erklärung der vorliegenden Versuche wird zu voller Gewissheit bewiesen durch die in den folgenden Kapiteln zu erwähnenden Ergebnisse der Reizung mit einzelnen Inductionsströmen.

Als Beispiel der verschieden grossen Acceleration theilen wir folgende Auszüge aus unseren Versuchsprotokollen mit.



*Die durch schwache tetanisirende Reizung hervorgerufene  
Acceleration der Schlagfolge des Sinus.*

I. *Mittelstarke Acceleration.*

N:r des Versuches.	Pulsfrequenz in 10 $\mu$ <sup>1)</sup> vor der Reizung.	Pulsfrequenz während der Reizung, auf 10 $\mu$ berechnet.	Dauer der Reizung in $\mu$ .	Rollenabstand in cm.
I	6.6	7.30	5.5	10
	6.5	10.0	5	8
II	4.7	5.4	6.5	10
III	4.0	5.4	8.25	7
IV	3.6	5.3	7	10
XV	4.0	6.2	12	10
	4.0	7.5	10	8
XVII	3.0	5.9	8.5	12
	3.0	5.2	11.5	10
XVIII	3.5	5.8	6	8
	3.5	6.0	10	9
	3.3	5.0	10	10
	3.0	3.5	17	11

II. *Starke Acceleration.*

XIX	3.5	4.2	13.5	12
	3	4	12.5	11
	3	13	6	10
	2.75	15	4	9
	3	3.5	11.5	14
	3	14.5	5.5	10
	3	17.8	4.5	9
XX	3	14.0	7.25	11

In der ersten Reihe nimmt die Pulsfrequenz höchstens um 87.5 % zu (Versuch XV, 2); in der zweiten Reihe beträgt aber die Zunahme 445 bis auf 493 % (Versuch XIX, 4 und 7). In den beiden Reihen zeigt es sich uebrigens, dass die Acceleration auch von der Reizstärke abhängig ist. Wenn der Reiz zu schwach ist, stellt sich ueberhaupt gar keine Wirkung ein; bei sehr schwachen Reizen ist die Wirkung nur klein; die Acceleration wird aber grösser bei steigender Stromstärke (vgl. die Versuche XV, XVIII und XIX).

Wenn die Reizstärke noch mehr vergrößert wird, so treten die einzelnen Zuckungen nicht mehr deutlich hervor, sondern schmelzen zusammen zu einer Art tonischer Contraction, welche aber von einer gewöhnlichen tetanischen Zusammenziehung dadurch sich unterscheidet, dass ihre Höhe niemals

<sup>1)</sup> Mit  $\mu$  bezeichnen wir 1 Metronomschlag (=  $\frac{1}{100}$  Minute).

grösser wie eine einzelne Contraction ist, sondern im Gegentheil niedriger wie jede frühere wird. Zwischen der einfachen Acceleration und der tonischen Contraction sind alle Uebergangsformen zu finden, jedoch ohne dass bei den Versuchen der ersten Reihe hier oben eine stärkere Acceleration dabei auftreten sollte. Wenn die Reizung genügend lange dauert, so bemerkt man wie die jeder einzelnen Contraction entsprechende Erhebung der Curve immer unbedeutender wird und wie endlich von einer Unstetigkeit der Curve gar nichts mehr zu sehen ist.

Ferner ist es bemerkenswerth, dass die Acceleration im Anfang der Reizung, besonders bei den Versuchen der zweiten Reihe, in der Regel nie so gross ist wie während der Fortdauer derselben.

Wenn man mit den frequenten Strömen eines gewöhnlichen Schlitteninductoriums — und wir hatten keine andere Vorrichtung — den Sinus reizt, so ist die bei der Reizung erreichbare höchste Frequenz der Zuckungen immer kleiner, wie die Zahl der Inductionsströme, auch wenn man den Hammer so langsam wie möglich spielen lässt.

Um diese Verhältnisse näher zu beleuchten, theilen wir in Figg 27—30 einige charakteristische Beispiele aus unseren Versuchen mit. Die Klammer (—) geben die Reizungsdauer an.

Fig 27 (Versuch XV) zeigt, wie die einzelnen Contraktionen während der Reizung immer kleiner und zu gleicher Zeit immer zahlreicher werden. Von der Nachwirkung der Reizung werden wir, wie schon bemerkt, später näher sprechen.

Fig. 28 (Versuch III) zeigt dasselbe sowie den allmählichen Uebergang zu der tonischen Contraction.

Figg. 29 u. 30 (Versuch XX) stellen die starke Acceleration bei den Versuchen der zweiten Reihe dar.

Beispiele einer typischen tonischen Zusammenziehung werden wir im folgenden kennen lernen.

Die tonische Contraction, welche immer kleiner wie jede einzelne Zuckung ist, ist zuweilen so niedrig und so wenig von der Abscisse entfernt, dass es eine sehr genaue Beobachtung dazu gehört, um zu unterscheiden, ob wirklich eine tonische Contraction und nicht ein diastolischer Stillstand des Sinus vorliegt. In einigen Fällen, obgleich sehr selten, haben wir jedoch unzweifelhaft eine wahre Hemmung, bez. einen

diastolischen Stillstand gefunden, wie z. B. bei dem folgenden Versuche.

*Versuch XII.* Bei einer 9  $\mu$  dauernden Reizung bei Rollenabstand 10 Cm. wird die Pause nach dem Ablauf der ersten Contraction beträchtlich verlängert: dann folgen zwei andere Contraktionen: zwischen beiden ist die Pause abermals länger wie sonst (vgl. Fig 31). Hier ligt also ohne Zweifel eine wirkliche Hemmung vor.

Jetzt wird die secundäre Rolle auf 8, 6 und 4 Cm. Abstand verschoben und während je  $7\frac{1}{4}$ — $7\frac{1}{2}$   $\mu$  gereizt. Bei 8 und 6 Cm. Rollenabstand ist die Pause wieder länger wie sonst: bei 4 Cm. geht die Curvenlinie nach dem Ablauf der ersten Zuckung vollständig bis auf die Abscisse herab (vgl. Figg. 32—34).

Vielleicht noch deutlicher zeigt sich diese Erschlaffung des Sinus während der Reizung bei den jetzt folgenden Reizungen bei 3, 2 und 1 Cm. Rollenabstand. Hier sinkt die Curvenlinie sogar unter die Abscisse herab; es kann also kein Zweifel darüber sein, dass in diesem Falle eine starke Hemmung stattgefunden hat (vgl. Figg. 35—37).

Wenn die Reizung anfängt, nachdem die Contraction fast ganz vorüber ist und die Curvenlinie wieder in wesentlichem Grade der Abscisse sich genähert hat, oder noch besser wenn sie während der Pause geschieht, so stellt sich oft eine besondere Erscheinung dar, welche wir, wenn die Reizung während der uebrigen Abschnitte der Sinusbewegung begonnen hat, niemals begegnet haben. Die Zuckung, welche durch den Reiz ausgelöst wird, ist nämlich nicht selten ein wenig, zuweilen beträchtlich höher wie eine gewöhnliche Contraction des Sinus. Dies gilt besonders von Versuchen, bei welchen die oben besprochene Einsenkung auf die Höhe der Contraction stattgefunden hat. Bei Reizung verschwindet diese, wie schon früher bemerkt. Wenn aber die Reizung während des oben definierten Abschnittes beginnt, ist die in Folge derselben ausgelöste erste Zuckung entschieden höher wie die früheren (vgl. Figg. 7 und 38).

Man konnte diese Erscheinung von dem, nach der Curve zu beurtheilen, nicht absolut unbeträchtlichen Rest des Vorhofes, welcher noch am Präparate zurückgeblieben war, herleiten. Es wäre nicht unmöglich, dass, wenn ein Reiz zu gleicher Zeit den Sinus und den Vorhof trifft, alle beide zu gleicher Zeit sich contrahiren und also die vergrösserte Zuckung



hervorrufen. Dieser Erklärungsversuch scheint aber bei anderen Fällen nicht gut verwendbar zu sein. Denn dieselbe hohe Anfangszuckung zeigt sich nicht nur dort, wo ein bedeutenderer Rest vom Vorhofe stehen geblieben, sondern auch bei Versuchen, wo dieser Rest ganz gewiss sehr minimal gewesen ist. Einige hierher gehörige Curven sind in Figg. 39—41 (Versuch I) mitgetheilt. Die Anfangscontraction ist hier sehr viel höher wie die gewöhnlichen einzelnen Zuckungen, und die Form der letzteren zeigt ohne weiteres, dass bei dem betreffenden Präparate der etwa vorhandene Vorhofsrest nicht sehr beträchtlich gewesen sein kann. Eine Erklärung der Anfangszuckung bei diesen Versuchen zu geben, ist uns nicht möglich.

Die Sinuscontraction behält aber nicht diesen hohen Werth, sondern sinkt während der Fortdauer der Reizung sehr schnell auf einen viel niedrigeren. Wir haben also hier jedenfalls keinen wirklichen Tetanus, obwohl die Anfangszuckung bei der ersten Betrachtung leicht als ein solcher gelten könnte. Auch dies ist nicht richtig, denn sie ist keine summirte Zuckung nach der gewöhnlichen Auffassung, wie daraus hervorgeht, dass eine ähnliche Zuckung auch bei Reizung mit einzelnen Inductionsschlägen hervortritt, worüber wir in den folgenden Kapiteln näher berichten werden.

Bei zwei Versuchen haben wir, wenn die Reizung während der Pause begann, noch eine Erscheinung beobachtet, welche wir gar nicht erklären können. Die Reizung geschah mit schwachen Inductionsströmen: dabei fanden wir als die erste, unmittelbar bei der Reizung hervortretende Wirkung eine Senkung der Curvenlinie, welche wir, ohne irgend eine theoretische Bedeutung darin zu legen, als eine active Erschlaffung bezeichnen mögen. Gleich im Anfang der Reizung sinkt die Curvenlinie plötzlich herab, um sich schnell wieder zu erheben und von der gewöhnlichen Acceleration gefolgt zu werden. Als Beispiele dieser merkwürdigen Erscheinung sind Figg. 42 (Versuch XIX) und 43, 44 (Versuch XX) mitgetheilt. Es wäre möglich, dass dieselbe von irgend einem Versuchsfehler bedingt wäre; dies ist aber nicht sehr wahrscheinlich, weil sie in den betreffenden Versuchen immer unter denselben Bedingungen sich wiederholt hat. Vielleicht steht sie in Zusammenhang mit der während der Fortdauer der Reizung zuweilen auftretenden Hemmung, welche wir früher erwähnt haben (s. oben S. 21).



Die *unmittelbare Nachwirkung* der tetanisirenden Reizung ist in den meisten Fällen eine Hemmung, welche kürzer oder länger dauert. Bei schwacher Reizung zeigt sich überhaupt keine Nachwirkung; wenn der Reiz verstärkt wird, tritt die Hemmung in Form vermindelter Contractionsgrösse, resp. Frequenzabnahme auf. Bei noch stärkerer Reizung verhartet der Sinus längere oder kürzere Zeit in diastolischem Stillstande bevor neue Contractionen auftreten. Diese sind anfangs klein- und wenig frequent, werden aber allmählich immer grösser und frequenter.

Als Beispiele dieser Erscheinungen weisen wir auf die Figg. 28, 45 (Versuch III), 46—51 (Versuch XIII), 7, 38 (Versuch V), 39—41 (Versuch I) hin. Der Rollenabstand betrug in Cm. bei

Versuch	I	Fig.	39 .....	5.
			40 .....	5.
			41 .....	0.
Versuch	III	Fig.	28 .....	7.
			45 .....	6.
Versuch	V	Fig.	7 .....	5.
			38 .....	5.
Versuch	XIII	Fig.	46 .....	7.
			47 .....	5.
			48 .....	3.
			49 .....	4.
			50 .....	2.
			51 .....	0.

Während der Dauer des diastolischen Stillstandes nach der Reizung ist der Sinus reizbar. Die Ursache desselben kann also nicht gern in einer etwaigen Ermüdung gesucht werden

Ferner zeigt es sich, wenn auch nicht bei allen Versuchen, dass der Stillstand nach der Reizung länger dauert, je stärker diese gewesen ist und je länger sie gedauert hat. Auch kann ein stärkerer Reiz von kurzer Dauer von einem längeren Stillstand gefolgt werden, als ein schwächerer, welcher längere Zeit eingewirkt hat. Bei einem Versuch wurde der Sinus mit verschiedenen starken Inductionsströmen (Rollenabstand resp. 8, 6 und 4 Cm.) und während verschieden langer Zeit gereizt, nämlich resp. 4  $\mu$ , 3  $\mu$  und 2  $\mu$ . Im ersten Falle dauerte der Stillstand nach der Reizung 4.25  $\mu$ , im zweiten 5  $\mu$  und im dritten ebenso 5  $\mu$

Nachdem die etwaige als Frequenzabnahme oder diastolischer Stillstand auftretende unmittelbare Nachwirkung vorüber ist, zeigt sich als *spätere Nachwirkung* sehr oft eine Acceleration der Pulsschläge oder wenigstens eine Zunahme von deren Grösse, wenn die Schläge vor der Reizung schwach waren. Diese Zunahme der Frequenz und der Stärke der Zuckungen dauert längere oder kürzere Zeit. Dank derselben haben wir in der tetanisirenden Reizung ein ausgezeichnetes Mittel, um einen geschwächten Sinus wieder leistungsfähiger zu machen.

Die Zunahme der Zuckungshöhe ist z. B. aus den Curven Figg. 33—37 ersichtlich. Von der Acceleration giebt die folgende Tabelle eine nähere Kenntniss; vgl. auch Fig 52 (Versuch XII, Rollenabstand 10 Cm.)

*Die Acceleration, welche als spätere Nachwirkung einer tetanisirenden Reizung des Venensinus auftritt.*

N:o des Versuches	Reizstärke; Rollen- abstand in Cm.	Dauer der Reizung in $\mu$ .	Pulsfrequenz in je 10 $\mu$	
			vor der Reizung.	nach der Reizung.
III	3	4	3	4—3.5—3—3—3
XII	10	1.75	4—4	5—4.75
	10	3	4.25—4.25—4	5—5—5
	10	3.75	3.75—3	5—4.75—4—3.5—3
	6	1	3.5	5.5—3.5—3.25—3
XIII	8	4	4.75—4.25	5—5—5—5.25
	6	3	4.75—4.5	5—5.25—5.25—5.5
	4	2	4.75—4.5	5—5.25—5.25—5.25—5.5

Endlich muss noch bemerkt werden, dass die Latenzdauer derjenigen Veränderung, welche durch eine tetanisirende Reizung ausgelöst wird, wie eine Durchsicht der mitgetheilten Curven lehrt, ziemlich lang ist. Ob sie in irgend einem Grade von der Stromstärke und dem Abschnitte der Sinuscontraction, während welcher die Reizung stattfindet, abhängig ist, wollen wir aus diesen Versuchen nicht entscheiden. Wir werden übrigens diese Frage etwas näher behandeln beim Studium der Einwirkung von einzelnen Inductionsströmen auf die Schlagfolge des Sinus.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen über das Verhalten des Sinus bei Reizung mit tetanisirenden Inductionsströmen lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

1. In der Regel bewirkt eine tetanisirende Reizung mässiger Stärke eine Zunahme der Pulsfrequenz, welche unter ver-

schiedenen Verhältnissen von mittlerer Grösse oder sehr stark sein kann;

2. Wenn die Stromstärke und die Dauer der tetanisirenden Ströme vergrössert werden, so gehen die Contractionen in eine Art von tonischer Zusammenziehung über;

3. Wenn die Reizung während der Pause oder in einer Zeit, wo die Curvenlinie schon in wesentlichem Grade der Abscisse sich genähert hat, anfängt, so stellt sich sehr oft eine Anfangszuckung dar, welche grösser wie die früheren Zuckungen ist und von der gewöhnlichen tonischen Zusammenziehung gefolgt wird;

4. In einigen seltenen Fällen ereignet es sich, dass, wenn die Reizung im eben genannten Abschnitte anfängt, die erste Wirkung derselben eine active Erschlaffung des Sinus ist, nach welcher die Acceleration wie gewöhnlich eintritt;

5. Ebenso selten ist die Folge der Reizung eine wirkliche Hemmung, welche entweder als eine Verminderung der Pulsfrequenz oder als ein diastolischer Stillstand hervortritt;

6. Als unmittelbare Nachwirkung der Reizung tritt in der Regel, wenn der Reiz genügend stark gewesen, eine Hemmung hervor, welche Hemmung in Form eines länger oder kürzer dauernden diastolischen Stillstandes oder als eine Verminderung der Contractionsgrösse und der Pulsfrequenz sich offenbart;

7. Die Dauer dieser Hemmung ist von der Stärke und der Dauer der Reizung abhängig; je stärker die Reizung ist und je länger sie dauert, um so länger währt auch in der Regel die Hemmung;

8. Nach diesem Stadium der Hemmung tritt als spätere Nachwirkung eine nie sehr bedeutende Acceleration sowie eine Zunahme der Zuckungsgrösse ein. Diese Begünstigung der Thätigkeit des Sinus kann länger oder kurzer dauern;

9. Die Latenzdauer der Veränderung, welche durch eine tetanisirende Reizung ausgelöst wird, ist ziemlich gross.

Wir werden den Vergleich zwischen den Eigenschaften des Sinus und den bekannten Ergebnissen bei Reizung anderer Herztheile aufschieben, bis wir das Verhalten des Sinus bei Reizung mit einzelnen Reizen studirt haben.

## Kap. IV.

## Die Einwirkung von einzelnen, nicht scharf lokalisirten Inductionsströmen auf den Venensinus.

Bei den hier zu besprechenden Versuchen geschah die Reizung in derselben Weise wie bei den Versuchen mit tetanisirenden Inductionsströmen. Die freie Elektrode stand nicht in Berührung mit dem Sinus, sondern war durch einen Flüssigkeitsschicht von ihm getrennt. Die Stromstärke musste ziemlich gross sein, um eine deutliche Wirkung hervorzurufen: bei den meisten Versuchen war die secundäre Rolle über die primäre geschoben; die primäre Strombahn wurde von 1 Grove oder 2 und mehreren Leclanchés gespeist.

Die Markirung des Augenblickes der Reizung geschah in der früher angegebenen Weise, d. h. der primäre Strom wurde durch den Schlüssel unterbrochen und zu gleicher Zeit ein Druck auf die Trommel,  $T_3$ , ausgeübt. Nur der Oeffnungsinductionsstrom wurde verwendet. Der Schliessungsinductionsstrom wurde mittelst eines Quecksilberschlüssels mit der Hand abgeblendet.

Bei Reizung mit einzelnen Inductionsströmen ist es absolut nothwendig, denjenigen Abschnitt der Sinusbewegung, wo die Reizung stattgefunden hat, genau zu präcisiren. In dieser Hinsicht haben wir jede Contraction nebst der darauf folgenden Pause in verschiedenen Theilen getrennt. Fig. 53 A stellt schematisch eine solche Periode dar. Den aufsteigenden Theil der Curve bis zum Maximum der Contraction bezeichnen wir als *Stadium der steigenden Energie* ( $\Sigma$ ), den absteigenden Theil als *Stadium der sinkenden Energie* ( $\Delta$ ). Der rein diastolische Theil, welcher zwischen dem Ende der sinkenden Energie und dem Beginn der steigenden Energie liegt, ist die *Pause* ( $\pi$ ). Um nähere Zeitbestimmungen zu machen theilen



wir  $\Sigma$  und  $\Delta$  in je 3 Abschnitte, welche wir, wie aus der Abbildung ersichtlich ist, mit den Ziffern 1, 2 und 3 bezeichnen.  $\Sigma_1$  bedeutet also das erste Drittel des Stadiums der steigenden Energie,  $\Sigma_2$  dessen zweites Drittel,  $\Sigma_3$  dessen drittes Drittel bis zum Maximum. Ebenso bezeichnet  $\Delta_1$  das erste Drittel, vom Maximum der Contraction an gerechnet, des Stadiums der sinkenden Energie,  $\Delta_2$  das mittlere Drittel,  $\Delta_3$  das letzte Drittel bis zum Beginn der Pause. Es ist natürlich gar nicht möglich gewesen, diese Eintheilung mit mathematischer Genauigkeit durchzuführen, wir haben aber uns bemüht unsere Bestimmungen desjenigen Abschnittes, wo die Reizung stattgefunden hat, so genau wie möglich nach dem hier aufgestellten Schema zu machen.

Ebenso wie bei den Versuchen mit tetanisirenden Reizen, zeigten auch bei den jetzt vorliegenden verschiedene Präparate verschiedenartige Eigenschaften, welche wir nur dadurch erklären können, dass, in Folge der angewandten Versuchsanordnung, bei jedem einzelnen Präparat nicht dieselbe Stelle des Sinus von dem reizenden Strom mit der grössten Dichtigkeit durchgesetzt wurde. Dies wird uebrigens durch die im folgenden Kapitel zu erwähnenden Versuche bewiesen. Um die von uns beobachteten Erscheinungen deutlich hervortreten zu lassen, werden wir hier die Versuche nach ihren Ergebnissen in einigen besonderen Gruppen vorführen.

In einer Hinsicht stimmen jedoch alle Versuche mit einander ueberein: wenn die Reizung während des Stadiums der steigenden Energie stattfindet, bleibt sie immer wirkungslos, gleichgültig wo die freie Elektrode angebracht wird. Wir brauchen also nur die bei Reizung des Sinus während des Stadiums der sinkenden Energie und während der Pause auftretenden Erscheinungen hier ferner zu berücksichtigen. Jedoch ist auch die Reizung während des Stadiums der steigenden Energie nicht immer ganz ohne Erfolg. Es ist zwar wahr, dass dabei keine Extra-Zuckung ausgelöst werden kann, es stellt sich aber heraus, dass in sehr vielen Fällen die einmal durch den natürlichen Reiz ausgelöste Zuckung von einer Pause gefolgt wird, welche ein wenig länger wie die normale Pause dauert. Wir haben bei 8 Versuchen genaue Messungen darüber vorgenommen. Die Ergebnisse sind in der folgenden tabellarischen Uebersicht zusammengestellt.

*Die Pause nach Reizung während des Stadiums der steigenden Energie.*

	Verlängert.	Normal.	Zahl der Beobachtungen.
Versuch XXVI. ....	7	2	9
» XXVII.....	6	12	18
» XXX.....	2	2	4
» XXXI.....	3	6	9
» XXXII.....	1	—	1
» XXXIII.....	7	2	9
» XXXIV.....	13	3	16
» XXXVI.....	3	1	4
» XL.....	7	—	7
Summe	49	28	77

Es muss hier ein mal für alle bemerkt werden, dass wir, in Folge des kleinen Umfanges der graphisch dargestellten Zuckungen, die Pause an und für sich nicht messen konnten; wir waren daher genöthigt, die ganze Dauer einer Herzperiode (Systole + Diastole) zu messen. Wenn wir daher sagen, dass die Pause nach einer Zuckung normal oder kürzer oder länger ist, so bedeutet dies streng genommen nur dass die betreffende Herzperiode gleich gross, kürzer oder länger wie eine gewöhnliche ist. In einigen Fällen, aber durchaus nicht immer, haben wir bei Reizung während des Stadiums der steigenden Energie beobachtet, dass die Zuckung gedehnter wie sonst verlaufen ist. Sie hat dabei aber keine Spur einer Unstetigkeit gezeigt, so dass wir gar keine Veranlassung gehabt haben von einer durch den Reiz ausgelösten Extrazuckung zu sprechen. Und wir wollen ausdrücklich betonen, dass bei der grössten Zahl von Beobachtungen die Zuckung an und für sich ganz normal gewesen ist, und dass also eine Reizung während des betreffenden Stadiums, welche keine so zu sagen motorische Wirkung auslöst, dennoch die nachfolgende Pause verlängern kann.

Bei Reizung während der uebrigen Abschnitte der Herzperiode haben wir bei den meisten Versuchen sehr einfache Verhältnisse begegnet: die einzelne Reizung ruft nur eine einzelne Extrazuckung hervor. Von dieser Regel haben wir bei den Versuchen, welche wir zu dieser Gruppe rechnen, bei 152 einzelnen Beobachtungen nur zwei Mal eine Abweichung gefunden. Dies ist der Fall beim Versuch XXXIII; die Reizung löste, wie normal, in den meisten Fällen, gleichgültig in

welchem Abschnitte der erregbaren Herzperiode sie stattfand, nur eine einzige Extracontraction aus; zwei Mal aber zeigten sich in Folge der Reizung zwei schnell nach einander auftretende, kleine Extracontractionen; eine genaue Durchsicht der Curven zeigt dass die Ursache davon jedenfalls nicht in einer ausgebliebenen Abblendung des Schliessungsinductionsstromes liegen kann. Wir werden im Folgenden dieselbe Erscheinung als Regel bei einer anderen Gruppe von Versuchen finden.

Die *Latenzdauer* der ausgelösten Extrazuckung ist im Allgemeinen sehr gross. Bei so kleinen und so wenig steil von der Abscisse sich abhebenden Zuckungen, wie die vorliegenden, ist es natürlich nicht möglich, die Latenzdauer in absolutem Maass sehr genau zu bestimmen. Daher wäre es auch nicht von irgend einer Bedeutung, wenn wir die Ergebnisse unserer Messungen einzeln hier vorführen sollten. Wir begnügen uns daher die von uns berechneten Mittelwerthe aus 4 Versuchen, sowie die Maxima und Minima, hier zusammenzustellen. Bei Versuchen, wo wir bei einem einzelnen Abschnitte der Sinusperiode nur eine einzige Reizung gemacht, haben wir keine Bestimmung der Latenzdauer ausgeführt, weil bei diesen wenig genauen Messungen es nothwendig erscheint, durch die Anzahl der Beobachtungen die Fehler der einzelnen Bestimmungen einigermassen zu compensiren.

*Die Latenzdauer der durch eine einzelne Reizung ausgelösten Extracontractionen des Venensinus.*

Nr des Versuches.	Abschnitt der Sinusperiode.	Zahl der einzelnen Beobachtungen.	Latenzdauer in $\mu$ ; Mittel.	Maximum der Latenzdauer.	Minimum der Latenzdauer.
XXVI	$A_1$	11	0.20	0.30	0.13
	$A_2$	3	0.21	0.25	0.14
	$A_3$	7	0.18	0.24	0.13
	$\pi$	9	0.16	0.24	0.09
XXVII	$A_1$	6	0.21	0.26	0.16
	$A_2$	8	0.19	0.30	0.15
XXVIII	$A_1$	16	0.32	0.52	0.11
	$A_2$	8	0.17	0.28	0.10
	$A_3$	2	0.16	0.16	0.16
	$\pi$	2	0.12	0.13	0.11
XXXIII	$A_1$	18	0.23	0.44	0.13

Aus dieser Zusammenstellung könnte man versucht sein zu schliessen, dass die Latenzdauer länger ist, wenn die Rei-



zung eben im Beginn der reizbaren Periode fällt, denn bei den Versuchen XXVI und XXVIII ist dieselbe während  $J_1$  und  $J_2$  grösser wie während  $J_3$  und  $\pi$ , sowie bei den Versuchen XXVII und XXVIII während  $J_1$  grösser als während  $J_2$ . Betrachtet man aber die einzelnen Bestimmungen näher, so kann man jedoch dieser Gesetzmässigkeit keine grössere Bedeutung zuerkennen, denn die Variationen bei den einzelnen Bestimmungen sind sehr erheblich, wie es schon aus den mitgetheilten Werthen für das Maximum und das Minimum hervorgeht. Jedoch wäre es vielleicht erlaubt zu behaupten, dass bei Reizung gleich nachdem das Maximum der Contraction erreicht ist, die Latenzdauer länger wie sonst erscheint. Hierin liegt auch die Ursache davon, dass die Latenzdauer während  $J_1$  bei Versuch XXVIII so gross ist; denn wir haben alle Beobachtungen, bei welchen die Reizung während  $J_1$  stattgefunden hat, zusammengeschlagen ohne einen Unterschied zu machen je nachdem die Reizung im Beginn oder am Ende dieses Abschnittes geschehen ist.

Wir können also, mit bestimmter Berücksichtigung der bei den vorliegenden Messungen nothwendig auftretenden Schwierigkeiten, als wenigstens in gewissem Grade wahrscheinlich annehmen, dass die Latenzdauer einer durch die Reizung ausgelösten Extrazuckung grösser ist, wenn die Reizung eben im Beginn des Stadiums der sinkenden Energie eintrifft; während der uebrigen Abschnitte dieses Stadiums ist der Unterschied, wenn ueberhaupt ein solcher existirt, bei diesen Versuchen nicht bestimmt nachweisbar. Dagegen wird die Latenzdauer bei Reizung während der Pause vielleicht ein wenig kürzer; besonders gilt dies von dem Ende der Pause, wo möglicherweise der normale Reiz schon thätig ist. Man findet nämlich nicht selten, dass die Latenzdauer bei Reizung während dieses Abschnittes so kurz ist, dass sie bei der von uns benutzten Geschwindigkeit der registirenden Fläche (im Mittel 7 Mm : 1 Sec) nicht gemessen werden konnte. Und dass dabei die Reizung gleichwohl nicht wirkungslos war, geht daraus hervor, dass die nach derselben auftretende Zuckung hinsichtlich ihrer Form und Grösse ganz bestimmt von den gewöhnlichen Zuckungen differirte.

Es zeigt sich nämlich eine bestimmte Gesetzmässigkeit in Bezug auf die Grösse der Extrazuckungen, je nachdem die Reizung früher oder später in der reizbaren Periode statt-



gefunden hat. Wenn sie eben im Anfang von  $A_1$  geschieht, so ist die Zuckung ausserordentlich klein; je später die Reizung eintrifft, um so stärker wird die Zuckung. Dabei gilt aber als Regel, dass die Gesammthöhe ueber der Abscisse von denjenigen Zuckungen, welche durch Reizung während  $A_1$  und  $A_2$  ausgelöst werden, nie merkbar grösser wird als die Höhe einer gewöhnlichen Zuckung. Wenn aber die Reizung am Ende von  $A_3$  und, noch besser, während  $\pi$  geschieht, dann wird die hierdurch hervorgerufene Zuckung sehr oft grösser als jede normale Contraction. Hier begegnen wir also einer Erscheinung, welche neues Licht auf die unter denselben Bedingungen bei tetanisirender Reizung nicht selten erhaltene uebermaximale Contraction (s. Seite 21) wirft. Weil eine derartige Contraction auch bei einzelnen Reizen erhalten wird, ist es unmöglich, dass dessen Erscheinung bei tetanisirender Reizung eine durch Summirung der Wirkung von den schnell auf einander folgenden Inductionsströmen sein kann. Dass auch nicht ein etwa vorhandener Rest der Vorhofes hierbei theilhaftig ist, geht wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit daraus hervor, dass bei den jetzt vorliegenden Versuchen die graphische Aufzeichnung der Sinuscontractionen nie eine Spur von der Anwesenheit des Vorhofsrestes angezeigt hat.

Um die eben besprochenen Erscheinungen deutlicher hervortreten zu lassen, haben wir in Figg. 53—56 aus dem Versuch XXXIV eine Auswahl von Zuckungen, welche bei Reizung in verschiedenen Abschnitten der Sinusperiode ausgelöst sind, zusammengestellt. Die steiler aufsteigende und stärkere Zuckung bei Reizung während der Pause ist aus Fig. 57 (Versuch XXVI) ersichtlich. Wie früher bedeuten die kleinen Striche unterhalb der Curve Metronomschläge; der Augenblick der Reizung ist durch die längere verticale Linie, welche die Sinus-curve mit der Zeiteurve verbindet, gekennzeichnet.

Wir haben uns sehr grosse Mühe gegeben, um das Verhalten des Sinus nach der Extracontraction festzustellen. Eine bestimmte Gesetzmässigkeit ist uns jedoch nicht gelungen nachzuweisen. Was wir aber ganz entschieden behaupten können, ist, dass die Extracontraction lange nicht immer von einer verlängerten Pause gefolgt wird, wie man es nach den an anderen Herztheilen gewonnenen Ergebnissen erwarten sollte. Vielmehr ist die Pause nach abgelaufener Extracontraction in sehr vielen Fällen von normaler Grösse oder sogar kürzer wie

sonst. In letzterem Falle, welcher besonders bei Reizung während  $A_1$  stattfindet, stellt sich die Extracontraction gewissermassen als eine zwischen zwei normalen Contractionen eingeschobene Zuckung dar, was uebrigens nicht in derjenigen Weise aufgefasst werden darf, als ob diese Extrazuckung nur die Pause ausfüllen sollte; im Gegentheil währt sie nebst dem nachfolgenden Stillstand stets erheblich länger wie eine gewöhnliche Pause. Ueber eine Ausnahme von dieser Regel siehe das folgende Kapitel.

Um eine Vorstellung wie die Pause nach der Extrazuckung sich verhält, zu geben, wollen wir unsere Ergebnisse, so bunt sie auch erscheinen mögen, hier uebersichtlich zusammenstellen: je nachdem die Pause normal, verlängert oder kürzer als gewöhnlich ist, wird sie mit  $n$ ,  $v$  oder  $k$  bezeichnet. Die unter diesen Buchstaben in der Tabelle stehenden Zahlen geben an wie viel mal bei dem betreffenden Versuch nach einer Extracontraction die Pause normal, verlängert oder kurz gewesen ist.

*Das Verhalten der Pause nach der Extrazuckung in Folge einer einzelnen Reizung.*

Abschnitt der Sinusperiode, wo die Reizung stattgefunden hat.	Versuch XXVI.		Versuch XXVII.		Versuch XXVIII.			Versuch XXXIII.		Versuch XXXIV.		
	$n$	$k$	$n$	$v$	$n$	$v$	$k$	$n$	$k$	$n$	$v$	$k$
$A_1$	—	11	—	10	18	—	1	4	26	—	—	22
$A_2$	2	—	—	7	7	—	—	—	1	—	—	5
$A_3$	4	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—	5
$\pi$	15	—	1	—	6	2	—	1	—	1	1	—

Bei Reizung während  $A_1$  ist die Pause nach der Extrazuckung in der Regel kürzer wie sonst; nur bei Versuch XXVII, wo mit einer einzigen Ausnahme sämtliche Extrazuckungen von einer verlängerten Pause gefolgt sind, ist auch bei  $A_1$  die nachfolgende Pause länger wie normal. Bei Versuch XXVIII ist sie in der grossen Mehrzahl der Beobachtungen normal. Bei Reizung während  $A_2$  und  $A_3$  gilt im grossen ganzen dasselbe wie bei  $A_1$ . Nur bei Versuch XXVI stellt sich die Pause als von normaler Länge dar, während sie bei  $A_1$  als kürzer angegeben wird. Endlich ist bei Rei-

zung während  $\pi$  die Pause in der Regel normal oder auch verlängert; kein einziges Mal ist sie kürzer wie sonst gefunden.

Wir können jetzt zu eine andere Gruppe von Versuchen, bei welchen wir viel complicirteren Erscheinungen begegnen, übergehen. Wenn nämlich die Reizung im Beginn des Stadiums der sinkenden Energie stattfindet, wird von einem einzelnen Reiz statt einer einzigen Extrazuckung oft eine lange Reihe von Zuckungen oder jedenfalls mehrere Contractionen ausgelöst.

Diese Erscheinung wird am besten durch die Figg. 58—61, welche dem Versuch XXX entstammen, ersichtlich. Die Reihe von Extracontractionen kann nur wenige solche umfassen, wie z. B. in Figg. 58, c, und 59, oder auch sehr lang sein, z. B. in Figg. 60 und 61. In Fig. 60 ist deren Anzahl grösser wie 20, in Fig. 61 sind sie, wegen ihrer geringen Höhe, nicht zählbar, aber auch hier jedenfalls sehr zahlreich. In Fig. 60 ist die Frequenz der nach der Reizung hervortretenden Zuckungen fast doppelt so gross wie früher: die Pulsfrequenz ist nämlich vor der Reizung 3 in 6", nach der Reizung beträgt sie in je 6": 6—5—5—5; die Acceleration, durch einen einzigen Inductionsstrom ausgelöst, hat also während wenigstens 24 Secunden die Frequenz der Sinus-Contractionen fast verdoppelt.

Es ist uns nicht möglich gewesen diejenigen Bedingungen herauszufinden, von welchen es abhängt, ob eine starke Acceleration, wie die jetzt besprochene, oder nur eine kleinere Reihe von Zuckungen nach einer einzelnen Reizung erhalten wird. Nur so viel ist ganz sichergestellt, dass weder die eine noch die andere sich zeigt, wenn die Reizung zu spät in die reizbare Periode fällt. Sie muss im Beginn derselben eintreffen; es ist zu spät, wenn die Reizung nach Verlauf des zweiten Drittels derselben geschieht. Es wird dann nur eine einzelne Extracontraction ausgelöst.

Die kleinere Reihe von Extrazuckungen, welche wir eben besprochen haben, stellt sich nicht selten als eine Art von tonischer Zusammenziehung dar, d. h. die Curve verläuft fast ganz stetig, ohne die den einzelnen Zuckungen entsprechenden Einbiegungen zu zeigen; von dieser ganz gewiss aus mehreren sehr kleinen Contractionen zusammengesetzten tonischen Contraction giebt Fig. 62, a und b (Versuch XXXII), eine Vorstellung.



Eigentlich ist es nicht ganz richtig, wenn wir behaupten, dass die starke Acceleration nur 20 Zuckungen oder so ungefähr umfasst, denn wir haben bei den hier vorliegenden Versuchen durch eine eingesetzte Reizung diesen veränderten Rhythmus willkürlich unterbrochen. Es hat sich nämlich gezeigt, dass der ursprüngliche Rhythmus plötzlich sich wieder herstellt, wenn der Sinus während der Acceleration von einem neuen Reiz getroffen wird (vgl. in dieser Hinsicht Fig. 61, bei *b*). Es scheint aber, nach in folgendem Kapitel zu erwähnenden Beobachtungen zu urtheilen, als ob hierbei nicht nur die Reizung an und für sich, sondern auch andere Umstände von Bedeutung wären. Wir werden daher noch einmal zu der betreffenden Erscheinung zurückkommen müssen.

Endlich muss, hinsichtlich des Erfolges bei Reizung im Beginn des reizbaren Abschnittes, bemerkt werden, dass sogar bei demselben Versuche die stärkere oder schwächere Acceleration, wovon wir jetzt gesprochen haben, durchaus nicht immer auftritt. Im Gegentheil zeigt es sich nicht selten, dass dabei nur eine einzige Extrazuckung erhalten wird, welche aber regelmässig von einer Pause, welche kürzer als normal ist, gefolgt wird. Unter 52 Beobachtungen bei 3 verschiedenen Versuchen haben wir 39 Mal eine grössere oder kleinere Acceleration (2 bis 20 und mehrere Extrazuckungen), und nur 13 Mal eine einzige Extracontraction erhalten. Dies zeigt, dass wir die Bedingungen für das Hervortreten der Acceleration nicht vollständig beherrschen können, obwohl jedenfalls der Augenblick, in welchem die Reizung geschieht, von entscheidender Bedeutung in dieser Hinsicht sein muss.

Wenn die Reizung während  $I_2$ ,  $I_3$  und  $\pi$  eintrifft, so stellt sich als Folge davon in der Regel nur eine einzelne Extrazuckung dar. Betreffend der Grösse dieser Extrazuckung gilt vollständig alles, was wir über die entsprechenden Contractionen bei den Versuchen der ersten Gruppe schon gesagt haben. Nur zeigt sich die Zuckung, welche bei Reizung während  $I_3$  und  $\pi$  erhalten wird, hier noch kräftiger als dort. Ob dies etwa von dem Präparate an und für sich oder von derjenigen Stelle desselben, welche der Strom hauptsächlich durchsetzt, bedingt ist, können wir vorläufig nicht entscheiden. Um diese Erscheinungen dem Leser anschaulich zu machen, theilen wir in Figg. 63—68 einige dem Versuch XXX entnommene Beobachtungen mit; vgl. auch Fig. 58, *a* und *b*. In einem



einzigsten Falle (Fig. 68. b) haben wir nach einer am Ende von  $\mathcal{J}_3$  stattgefundenen Reizung zwei Extracontractionen erhalten. Dies scheint aber von irgend einem Versuchsfehler bedingt zu sein, denn unter genau denselben Verhältnissen haben wir, wie auch die übrigen Auszüge aus demselben Versuche zeigen, nie eine zweite Extrazuckung erhalten.

Was schliesslich die Pause nach der Extrazuckung bei Reizung während  $\mathcal{J}_2$  bis  $\pi$  betrifft, so gilt darüber dasselbe, was wir bei den Versuchen der ersten Gruppe bemerkt haben, nämlich dass hier keine absolute Gleichmässigkeit zu finden ist. Weil die Erscheinungen am interessantesten bei Reizung im Beginn der reizbaren Periode waren, haben wir bei unseren Versuchen speciell uns bemüht, den Sinus während dieses Abschnittes mit dem Reiz zu treffen. Daher sind die Bestimmungen, welche wir zur Beantwortung der hier vorliegenden Frage besitzen, nicht sehr zahlreich. Aus den 70 Beobachtungen, welche wir für unseren Zweck verwerthen können, scheint indessen hervorzugehen, dass bei Reizung am Ende von  $\mathcal{J}_1$  die Pause nach der Extracontraction normal oder noch kürzer ist; dass bei Reizung während  $\mathcal{J}_2$  und  $\mathcal{J}_3$  nebst normaler Pause in einer grossen Zahl der Fälle die Pause verlängert erscheint, sowie dass dieselbe sich bei Reizung während  $\pi$  in der Regel verlängert zeigt.

Wir müssen noch von einer dritten Reihe von Versuchen berichten, welche indessen nur 2 Versuche umfasst. Bei diesen Versuchen ist die unmittelbare Folge der Reizung eine Erschlaffung, ganz derjenigen ähnlich, welche wir bei den Versuchen mit tetanisirender Reizung schon begegnet haben. Die Reizung ruft freilich, wenn sie in den reizbaren Abschnitt der Sinusperiode fällt, eine Extrazuckung hervor; dieser ist aber in einigen Fällen eine Erschlaffung des Sinus vorhergegangen, wie z. B. in Fig. 69. Bei den betreffenden Versuchen stellt sich diese Erschlaffung nicht immer dar, wir haben jedoch geglaubt dieselbe nicht unerwähnt lassen zu müssen, obwohl wir nicht bestimmt darauf halten wollen, dass dieselbe nicht von irgend einem Versuchsfehler abhängig sein könnte. Was es uns aber wahrscheinlich macht, dass diese Erscheinung dennoch nicht ein Artefact sei, ist dass auch bei Reizung eben im Beginn der reizbaren Periode eine ähnliche Erschlaffung hervortritt; unmittelbar nach der Reizung senkt sich die Curvenlinie viel steiler wie sonst, bevor die durch den Reiz ausgelöste Zuckung beginnt.

Ebenso wie die tetanisirende Reizung uebt auch eine einzelne Reizung einen günstigen Einfluss auf die Leistungsfähigkeit des Sinus aus. Wenn dass Präparat durch längeres Aufbewahren oder in Folge anderer Umstände schlecht arbeitet, können durch eine einzelne Reizung ganz vorzügliche Zuckungen für eine Zeit erhalten werden. Vgl. in dieser Hinsicht Fig. 70 (Versuch XXIX): vor der Reizung sind die Zuckungen kaum merkbar; nach der bei  $\alpha$  stattgefundenen Reizung sind sie aber ziemlich gross, gehen jedoch allmählich auf die geringe Höhe wieder herab.

Die Ergebnisse, welche wir mit einzelnen, nicht lokalisierten Reizen erhalten haben, lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen.

1. Während des Stadiums der steigenden Energie ist der Venensinus mit der von uns angewandten Reizstärke unerregbar;
2. Die erregbare Periode fängt mit dem ersten Beginn des Stadiums der sinkenden Energie gleich nach dem Maximum der Contraction an;
3. Der Erfolg der Reizung ist von dem Punkte des Venensinus, wo der Strom mit der grössten Dichtigkeit durchgeht, abhängig;
4. Bei allen Versuchen gilt jedoch, dass wenn die Reizung während  $\Delta_3$  und  $\pi$  geschieht, nur eine einzelne Zuckung erhalten wird, gleichgültig wo die freie Elektrode angebracht ist;
5. Im Beginn des Stadiums der sinkenden Energie stellt sich als Folge der Reizung bei einer Gruppe von Versuchen nur eine einzige Extracontraction dar; bei einer anderen Gruppe erscheint aber sehr oft eine grössere oder kleinere Reihe von Contractionen;
6. Bei zwei Versuchen haben wir auch eine Art von activer Erschlaffung als die erste Wirkung des Reizes mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit begegnet;
7. Die Grösse der Extrazuckungen ist von dem Abschnitte der Sinusperiode, wo die Reizung stattgefunden hat, abhängig. Je früher nach dem Maximum der Zuckung sie eintritt, um so kleiner ist die Extrazuckung, und vice versa. Beim Beginn der reizbaren Periode ist die Extrazuckung in der Regel überhaupt so klein, dass sie eben unterschieden werden kann. Wenn die Reizung während  $\Delta_3$  oder  $\pi$  eintritt, so ist die dadurch ausgelöste Zuckung nicht selten

grösser und steiler wie jede normale Zuckung. Sonst erreicht die Extrazuckung ungefähr nur dieselbe Höhe ueber der Abscisse, wie die normalen Contractionen;

8. Die Latenzdauer der Extrazuckungen ist im Allgemeinen gross. Bei Reizung eben im Anfang der reizbaren Periode ist sie wahrscheinlich grösser, und bei Reizung am Ende der Pause kleiner wie wenn die Reizung in der Mitte dieser Periode stattfindet;

9. Die Extracontraction ist entweder von einer normalen oder einer verlängerten oder kürzeren Pause gefolgt. Eine bestimmte Regel darüber kann nicht aufgestellt werden; nur so viel scheint mit einiger Bestimmtheit hervorzugehen, dass die Extracontraction, welche während der Pause ausgelöst wird, öfter als die uebrigen Extracontractionen von einer verlängerten Pause gefolgt wird;

10. Auch ereignet es sich nicht selten, dass eine wirkungslose Reizung während des Stadiums der steigenden Energie dennoch eine verlängerte Pause zur Folge hat. Uebrigens ist zu bemerken, dass bei unseren Messungen die Pause an und für sich nicht bestimmt worden ist, sondern nur die Gesamtdauer der Periode des Venensinus;

11. Ebenso wie eine tetanisirende Reizung wirkt auch die einzelne Reizung günstig auf die Leistungsfähigkeit des Venensinus, indem oft nach derselben die Contractionen für eine Zeit kräftiger werden.

## Kap. V.

### Die Einwirkung von einzelnen, lokalisirten Inductionsströmen auf den Venensinus.

Um die im letzten Kapitel beschriebenen Erscheinungen näher zu untersuchen, war es nothwendig Reizung mit lokalisirten Inductionsströmen auszuführen. Den dabei angewandten Apparat haben wir schon beschrieben. Hier wollen wir nur noch ein Mal bemerken, dass bei den jetzt zu besprechenden Versuchen der Sinus aus der Flüssigkeit aufgehoben war, damit dieselbe keine Nebenschliessung bilden sollte. Die sehr nahe einander stehenden Elektroden waren an den Sinus sanft angedrückt. Die Inductionsrollen waren bei den meisten Versuchen ueber einander geschoben; die primäre Strombahn



wurde in der Regel von 2 Leclanchés gespeist. Bei einem und demselben Präparate wurden verschiedene Stellen gereizt, um die Bedeutung derselben für den Erfolg der Reizung ausfindig zu machen. Wegen der Kleinheit des Sinus ist es aber ersichtlich, dass die Localisirung des Reizes nie vollkommen scharf sein konnte; es musste immer geschehen, dass Stromeschleifen auch andere Theile des Sinus als denjenigen, gegen welchen die Elektroden gelegt waren, mit verschiedener Dichtigkeit durchsetzten. Von vornherein konnten wir also nur approximative Ergebnisse erwarten; was wir gefunden haben wirft aber jedenfalls neues Licht auf die früher von uns beschriebenen Erscheinungen, und wir haben daher es nicht unterlassen wollen, auch die hierher gehörigen Versuche mitzutheilen.

Die verschiedenen Theile des Venensinus, welche wir isolirt zu reizen versucht haben, sind folgende

Zahl der  
Versuche.

12. *Die Grenze gegen den Vorhof:* Versuch XLV—XLVIII, L, LI, LIII, LIV, LVI, LVII, LIX, LX.
15. *Die Gegend an der Lungenvene:* Versuch XLI, XLVI—LI, LIII—LX.
11. *Die vordere Wand des Sinus oberhalb der Grenze, zwischen den beiden oberen Hohlvenen:* Versuch XLII, XLIII, XLV, XLVII, LI, LIII, LIV, LVII—LX.
3. *Die eine obere Hohlvene an ihrer vorderen Wand:*  
Versuch XLIII, XLIV, XLVI.
3. » » » » *an ihrer hinteren Wand:* Versuch XLIII, XLV, L.
9. » » » » *an ihrer äusseren Wand:*  
Versuch XLIX, LI, LIII, LIV, LVI—LX.

Wo auch die Electroden angelegt wurden, erhielten wir bei keinem einzigen Präparate irgend eine Extrazuckung, wenn die Reizung während des Stadiums der steigenden Energie stattfand. Was ferner diejenige Zuckung, während welcher die Reizung geschah, betrifft, so lehren die Versuche dass sie zuweilen, aber durchaus nicht immer, von einer Verlängerten Pause gefolgt ist. Diese Verlängerung der nachfolgenden Pause ist auch nicht von der Reizstelle abhängig; wenigstens ist es uns nicht gelungen bei den von uns unter-



suchten Stellen eine bestimmte herauszufinden, wo die Pause unter den vorliegenden Verhältnissen bei allen Versuchen verlängert gewesen wäre. Dagegen findet man, dass bei einem und demselben Versuche bei Reizung an einer bestimmten Stelle der Sinuswand die Pause zuweilen verlängert, zuweilen auch normal erscheint.

Wenn die Reizung während der uebrigen Abschnitte der Herzperiode stattfindet, ist sie in der Regel von einer Extrazuckung oder von mehreren gefolgt. Es muss aber sogleich hier bemerkt werden, dass die Reizung auch während der reizbaren Periode zuweilen erfolglos ist. Dies gilt besonders im Anfange von dieser Periode. Bei Reizung während  $I_3$  und  $\pi$  vermisst man nur äusserst selten die gewöhnliche Extrazuckung. Auch wenn die Reizung während  $I_2$  geschieht ist die Zahl der Ausnahmefälle verhältnissmässig klein; dieselbe erreicht aber eine beträchtliche Höhe, wenn das Präparat während  $I_1$  gereizt wird. Hierbei hat es sich herausgestellt, dass bei Reizung an der Vorhofsgrenze oder an der Lungenvene die erfolglosen Reizungsversuche nur wenige Procent (12, bez. 11 %) betragen. Bei Reizung an den uebrigen Stellen des Sinus, welche wir isolirt gereizt haben, ist deren Zahl viel grösser, nämlich bei Reizung an der vorderen Wand zwischen den beiden oberen Hohlvenen 44 %, und an einer oberen Hohlvene (alle Versuche zusammengenommen) 47 %. Weil aber bei den hierher gehörigen Versuchen die Reizung während des genannten Abschnittes nicht immer ohne Wirkung war, so scheint aus denselben hervorzugehen, dass die erregbare Periode freilich für jede Stelle des Sinus zu derselben Zeit, gleich nach dem Maximum der Zuckung, beginnt, dass aber die Erregbarkeit im Beginn dieser Periode an den genannten Stellen nicht vollkommen so gross wie an der Vorhofsgrenze und an der Lungenvene ist, denn wenn dies der Fall wäre, so sollte man ja erwarten, dass die Reizung auch an jenen Stellen immer von dem gewöhnlichen Erfolg begleitet wäre. Eine nähere Betrachtung dieser Verhältnisse gestattet uns aber das vorliegende Versuchsmaterial nicht.

Ferner gilt als allgemeine Regel, dass, wenn die Reizung während der Pause oder am Ende des Stadiums der sinkenden Energie ( $I_3$ ) stattfindet, nie mehr wie eine einzelne Extrazuckung ausgelöst wird, gleichgültig welche Stelle des Venensinus gereizt wird. Diese Extrazuckung wird entweder von

einer Pause normaler Länge gefolgt, oder ist die nachfolgende Pause grösser oder kleiner wie normal. Bei Reizung während der Pause ist die Pause nach der Extrazuckung nie kürzer wie normal, sondern entweder normal oder verlängert. Bei der kleinen Grösse der Zuckungen und bei deren allmählich sich erhebenden Verlauf ist es in jedem einzelnen Falle nicht ganz leicht zu entscheiden, ob dies oder jenes erscheint, und man muss es nicht selten unentschieden lassen. In Folge dessen ist es auch nicht möglich gewesen irgend eine bestimmte Relation zwischen der Reizstelle und der Länge der Pause zu finden, denn bei jeder Reizstelle stellen sich normale und verlängerte Pausen in bunter Variation und in fast gleicher Zahl uns dar.

Ebenso wenig ist es uns gelungen, bei Reizung während  $\mathcal{A}_3$  eine Beziehung zwischen der Reizstelle und der Länge der Pause zu entdecken. Jedenfalls zeigen sich jetzt die verlängerten Pausen nur sehr selten. In der Regel ist die Pause bei der während  $\mathcal{A}_3$  ausgelösten Extrazuckung normal oder kürzer. Unter 218 einzelnen Beobachtungen ist die nachfolgende Pause 116 Mal als normal, 82 Mal als kürzer und nur 20 Mal als entschieden verlängert bezeichnet. Und dabei muss noch bemerkt werden, was uebrigens auch von der Reizung während  $\pi$  gilt, dass die Vergrösserung der nachfolgenden Pause nie in einem stärkeren Grade hervortritt, während ihre Verkleinerung sehr oft ganz bestimmt markirt ist. Ferner zeigt es sich bei Reizung verschiedener Stellen des Sinus und während der letzten zwei Drittel des Stadiums der sinkenden Energie sowie während der Pause, dass diejenige Contraction, welche nach der Extrazuckung folgt, von einer etwas verlängerten Pause gefolgt wird, auch wenn die Extrazuckung an und für sich keine verlängerte Pause darbietet. Diese Erscheinung tritt jedoch lange nicht als Regel auf, wir haben aber dieselbe erwähnen wollen, um alle die complicirten Verhältnisse, welche der Venensinus in so reichem Grade darbietet, vorzuführen.

Bei Reizung während  $\mathcal{A}_2$  und  $\mathcal{A}_1$  haben wir nur bei einem einzigen Versuche, wo der Reiz an der hinteren Seite der einen Vena cava superior den Sinus traf, eine bestimmt verlängerte Pause nach der Extracontraction beobachtet. Sonst ist bei den in diesem Abschnitte der Sinusperiode ausgelösten Extrazuckungen die Pause entweder normal oder kürzer ge-

funden, in einigen Fällen, bei Reizung während  $\mathcal{J}_2$ , jedoch mit einer kleinen Andeutung einer Verlängerung. Uebrigens zeigen sich die Ergebnisse bei Reizung während  $\mathcal{J}_2$  und  $\mathcal{J}_1$  in einer nicht zu verkennenden Weise von der Reizstelle abhängig. Wir müssen deshalb dieselben hier etwas eingehender berücksichtigen.

Wenn in Folge der Reizung nur eine einzelne Extracontractionen ausgelöst wird, ist sie, wie gesagt, entweder von einer normalen oder einer kürzeren Pause gefolgt. Das letztere scheint die Regel zu sein. Unter 321 Beobachtungen bei Reizung während  $\mathcal{J}_2$  ist die Pause 210 Mal kürzer und 111 Mal normal gefunden worden. Bei Reizung während  $\mathcal{J}_1$  ist sie, unter 206 Beobachtungen, 158 Mal als kürzer und 48 Mal als normal bezeichnet. Es ist daher die Anschauung nicht ganz zu verwerfen, dass ebenso wie die Verlängerung der nachfolgenden Pause nur bei Reizung am Ende der reizbaren Periode entschieden zu finden ist, die Dauer der Pause abnimmt, je früher in dieser Periode die Reizung stattfindet. Denn bei  $\mathcal{J}_2$  ist die Zahl der normalen Pausen die Hälfte der kurzen, bei  $\mathcal{J}_1$  beträgt sie nur ein Drittel davon. Ebensowenig wie bei  $\mathcal{J}_3$  und  $\pi$  wagen wir hier eine bestimmte Beziehung zwischen der Reizstelle und der Dauer der nachfolgenden Pause behaupten, denn die Werthe, welche wir gefunden haben, scheinen uns viel zu unsicher, um in dieser Hinsicht verwendet zu werden.

Bei einen Versuche (N:r XLVII), wo die Reizung an der vorderen Wand der Sinus zwischen den oberen Hohlvenen geschah, zeigte die Extracontraction eine ganz ungewöhnliche Erscheinungsweise, wie es aus der Abbildung Fig. 71 *b* und *c*, hervorgeht. Wenn nämlich die Reizung im Beginn der reizbaren Periode geschah, war die Dauer der dadurch ausgelösten Extrazuckung sehr klein; sie wurde von einer in allen Beziehungen normalen Zuckung unmittelbar gefolgt. Die Dauer dieser Extracontraction nebst der unmittelbar vorhergehenden normalen betrug nur eben so viel wie die einer gewöhnlichen normalen Zuckung. Diese Extrazuckung hatte sich also zwischen zwei normale Zuckungen gewissermassen hineingeschoben. Es scheint nicht unmöglich zu sein, dass diese Extrazuckung dadurch entstanden ist, dass der Reiz nur eine umgeschriebene Wirkung ausübte und in Folge desselben also nur ein kleiner Theil des Sinus sich contrahirte, während der uebrige Theil desselben in normaler Weise sich ausruhte und wie gewöhnlich dann



wieder anfang zu arbeiten. Diese umgeschriebene Wirkung könnte man sich als dadurch entstanden denken, dass die durch die Reizung ausgelöste Erregungswelle nur sehr schwach war und daher sich nicht mit genügender Stärke ueber einen grösseren Theil des Sinus verbreiten konnte.

Die Extrazuckung, von normaler oder kürzerer Pause gefolgt, ist aber nicht die einzige Wirkung, welche bei Reizung während  $A_2$  und  $A_1$  erhalten werden kann. Es wird nämlich sehr oft nicht nur eine einzige Zuckung, sondern zwei und mehrere bis zu einer langen Reihe von Zuckungen durch den Reiz ausgelöst. Auch in dieser Hinsicht ist der Augenblick, wo die Reizung geschieht, von grosser Bedeutung, wie die folgende Zusammenstellung zeigt. Bei Reizung während  $A_2$  erhielten wir unter 380 Beobachtungen 69 mal, d. h. in ungefähr 18 % der Fälle, mehr wie eine einzelne Extrazuckung; bei Reizung während  $A_1$  aber erhielten wir, unter 405 Beobachtungen, 199 Mal, d. h. in 48 % der Fälle, 2 oder mehrere Zuckungen. Dies zeigt, dass eine Reizung im Beginn der reizbaren Periode in gewisser Hinsicht viel kräftiger als später auf den Sinus einwirkt.

Nur zwei Extrazuckungen begegneten wir fast an jeder Reizstelle; die einzige Ausnahme bildet die Reizung an der hinteren Wand einer oberen Hohlvene. Wir wollen aber nicht viel daran halten, weil die Zahl der Versuche, wo wir diese Stelle isolirt gereizt haben, nur eine sehr geringe war. Sonst konnten wir Doppelcontractionen erhalten, gleichgültig ob die Elektroden an der Sinusgrenze, an der Lungenvene oder an den Hohlvenen angelegt wurden.

Die Doppelcontractionen haben zwei ganz charakteristische Formen, wovon Figg. 72 u. 73 (Versuch LIV u. Versuch LI) eine Vorstellung geben. Entweder besteht die Doppelcontraction, wie Fig. 72 *a* zeigt, aus je zwei kleine Zuckungen, welche zusammen ungefähr die Dauer einer einzelnen gewöhnlichen Zuckung haben und unmittelbar von einer ganz normalen Zuckung gefolgt werden. Die Pause nach der zweiten Extrazuckung ist also sehr kurz. Ferner ist, wie es die Abbildung zeigt, die erste Extrazuckung weiter entfernt von der Abscisse wie die zweite. Man könnte daher annehmen wollen, dass die ganze Doppelcontraction ein Artefact, möglicherweise durch irgend einen Versuchsfehler bedingt, wäre. Dass dies aber nicht der Fall ist, scheint bestimmt daraus hervor-



zugehen, dass erstens diese doppelte Contractionen bei Reizung während  $\Delta_3$  und  $\pi$  nie aufgetreten (s. Fig. 72 bei *b*) sind, und zweitens eine einzelne Reizung auch mehrere Contractionen auszulösen vermag. — Die zweite Form der Doppelcontraction unterscheidet sich von der ersten dadurch, dass die zweite Contraction ein wenig höher wie die erste ist (vgl. Fig. 73); in der Regel kommen Doppelcontractionen der beiden Formen bei einem und demselben Versuch nicht vor. Man kann jedoch bei einigen Versuchen einen Uebergang zwischen beiden finden, indem die zweite Contraction, welche die höhere ist, mehr oder weniger der Höhe der ersten sich nähert.

Mehr wie zwei Extracontractionen stellten sich in der Regel nur bei Reizung an der Sinusgrenze, an der Lungenvene und an der vorderen Seite des Sinus zwischen den beiden Hohlvenen dar; nur ausnahmsweise, je 2 Mal, haben wir bei Reizung an der vorderen oder an der äusseren Seite einer oberen Hohlvene mehrere Extrazuckungen erhalten. Die Zahl derselben kann sehr gross sein und ist ganz unzweideutig von der Reizstelle abhängig. Denn wir haben nur bei einer einzigen Reizstelle, nämlich bei der Lungenvene, durch einen einzelnen Reiz eine längere Reihe von Zuckungen erhalten. Sonst ist deren Zahl nur 3 bis höchstens 7 gewesen. Weil also die Stelle, wo die Lungenvene zwischen den beiden oberen Hohlvenen gelagert ist, von grosser Bedeutung in dieser Hinsicht ist, wollen wir zunächst die hier beobachteten Erscheinungen näher betrachten.

Bei dieser Betrachtung werden wir von Versuch LI, wovon ein Theil in Fig. 74 abgebildet ist, ausgehen. Die Einzelheiten betreffend dieses Versuches sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Versuch LI. Reizung an der Lungenvene. 2 Leclanchés; Rollenabstand 0 Cm.

N:r der Reizung.	Abschnitt der Sinusperiode, wo die Reizung stattgefunden hat.	Wirkung (z bedeutet Zuckung).
1	$\mathcal{A}_1$	1 z
2	$\Sigma_3$	nichts
3	$\Sigma_3$	„
4	$\mathcal{A}_1$	2 z
5	$\mathcal{A}_1$	2 z
6	$\mathcal{A}_1$	2 z
7	$\Sigma_3$	nichts
8	$\mathcal{A}_3$	1 z
9	$\mathcal{A}_1$	Acceleration. Diese dauert bis N:r 22. Pulsfrequenz in je 10 $\mu$ : vor der Reizung 3.3; nach der Reizung 6; am Ende der Periode der Acceleration, nach 140 $\mu$ (= 1'24''), 5.5. Die Acceleration hat also während mindestens 77 Pulsschlägen gedauert.
23	$\mathcal{A}_1$	Acceleration; dauert bis N:r 28, d. h. während 44 $\mu$ (= 26'').

Während der Acceleration ist der Sinus wie sonst erregbar. Jeder Reiz ruft eine Extrazuckung hervor, wenn er in die reizbare Periode fällt (vgl. die Curve N:r 10 bis 21; 24 bis 28).

Trotzdem wir uns grosse Mühe gegeben haben, um die Bedingungen für das Hervortreten der jetzt besprochenen Acceleration ausfindig zu machen, ist es uns nicht gelungen dieselben ganz bestimmt zu finden. So viel scheint jedenfalls aus unseren Versuchen hervorzugehen, dass die starke Acceleration nur in dem Falle auftritt, wenn der Sinus in der Gegend der Lungenvene gereizt wird. Es ist freilich wahr, wie wir schon oben bemerkt haben, dass auch bei Reizung anderer Stellen des Sinus eine kleine Acceleration zu finden ist. Diese Acceleration ist hier aber nie so lange andauernd wie diejenige, welche durch Reizung an der Lungenvene erhalten wird, auch zeigt sie sich lange nicht so regelmässig bei fast allen Versuchen, wie es hier der Fall ist. In dieser Hinsicht verweisen wir auf die folgende tabellarische Uebersicht.

*Die Acceleration in Folge einer einzelnen Reizung.*

Reizstelle.	Gesamtzahl der einschlä- gigen Ver- suche.	Zahl der Versuche, wo eine stärkere oder schwächere Acceleration auf- getreten ist.	% der Ge- samt- zahl.
Die Sinusgrenze .....	12	1	8
Die Lungenvene .....	15	11	73
An der vorderen Wand zwi- schen den beiden oberen Hohlvenen .....	11	3	27
An der vorderen Wand einer oberen Hohlvene .....	3	1	33
An der äusseren Wand einer oberen Hohlvene .....	9	2	22

Wenn wir bedenken, wie ausserordentlich klein der Sinus ist, und wie schwierig, ja unmöglich es sein muss zu vermeiden, dass Stromesschleifen ueber andere Stellen des Sinus als diejenige, welche man zu reizen beabsichtigt, sich ausbreiten, wird es, unseres Erachtens, gar nicht schwierig zu verstehen, dass eine mehr oder weniger ausgeprägte Acceleration auftreten kann, auch wenn die Elektroden an einer Stelle des Sinus, welche an und für sich die Acceleration der Schlagfolge nicht vermitteln kann, angelegt sind. Und eben diese Thatsache, dass bei Reizung der uebrigen Theile des Sinus nur eine verhältnissmässig schwache Acceleration auftritt, während sie bei Reizung an der Lungenvene sehr bedeutend sein kann, scheint von grossem Gewicht für unsere Auffassung zu sein. Denn es ist selbstverständlich, dass die Acceleration nicht so stark sein wird, wenn das accelerirende Centrum nur von verhältnissmässig schwachen Stromesschleifen getroffen wird, als wenn dies Centrum durch den direct angebrachten Strom gereizt wird. Wir kommen daher zu dem Schlusse, dass die betreffende Acceleration, sei sie stark oder schwach, von der Reizung einer Stelle der Sinuswand, welche in nächster Nähe derjenigen Stelle liegt, wo die Lungenvene einmündet, bedingt sein muss.

Was ferner denjenigen Abschnitt der reizbaren Periode betrifft, während welchem der Sinus gereizt werden muss, um in der accelerirten Schlagfolge zu pulsiren, so sind wir nicht in der Lage einen bestimmten Augenblick festzustellen. So viel



ist nach unseren früheren Mittheilungen ganz sicher gestellt, dass eine Acceleration nicht erhalten werden kann, wenn die Reizung während  $M_3$  und  $\pi$  geschieht. Es ist also das Hervortreten der Acceleration an einem bestimmten Zeitabschnitt für die Reizung gebunden. Dieser Abschnitt liegt im Beginn der reizbaren Periode: nur während  $M_1$  und  $M_2$  ist es möglich, durch einen einzelnen Reiz eine starke Pulsbeschleunigung zu erhalten. Ob aber in diesem Abschnitte ein bestimmter Augenblick von durchgreifender Bedeutung für die betreffende Erscheinung ist, lässt unser Versuchsmaterial uns nicht entscheiden. Es wäre keineswegs unmöglich, dass auch andere Umstände, wie die jetzt besprochenen, dabei einen Einfluss ausüben konnten.

Bei einem Versuche, wo die Reizung an der vorderen Wand zwischen den beiden oberen Hohlvenen geschah, hat die Acceleration ein besonderes Aussehen gezeigt (vgl. Figg. 75, 76 Versuch XLII). Beim ersten Durchsehen der Curve, sowie auch gleich bei dem Versuche selbst, glaubten wir eine Hemmungserscheinung vor uns zu haben. Eine nähere Durchmusterung der Curven zeigte jedoch, dass der Stillstand kein diastolischer ist, sondern dass der Sinus in einer Art tonischer Zusammenziehung, welche sehr wenig von der Abscisse sich abhebt, verharret. Wir haben in der Zusammenstellung unserer Versuche S. 45 diese Contraction als eine Acceleration aufgefasst. Ob dies ganz richtig ist, wollen wir nicht entscheiden, obgleich wir keine andere Erklärung dieser Contraction finden können. Uebrigens zeigte sie auch die Eigenschaft der gewöhnlichen Acceleration, durch eine neue Reizung aufgehoben zu werden, von welcher wir schon im IV<sup>ten</sup> Kapitel gesprochen haben und welche wir jetzt etwas näher untersuchen müssen.

Wie schon bemerkt, ist der Sinus während der besprochenen Acceleration in der gewöhnlichen Weise reizbar; in Folge der Reizung entsteht eine Extrazuckung. Es zeigt sich aber, dass eine einzelne Reizung, wenn sie unter geeigneten Umständen stattfindet, die Acceleration aufzuheben vermag und den früheren Rhythmus der Schagfolge wieder herstellt. Es ist uns nämlich immer begegnet, dass eben nach einer Reizung die Acceleration plötzlich unterbrochen wird. Dies ist bei nicht lokalisirter Reizung der Fall bei Versuch XXX (Figg. 60 u. 61) gewesen. Bei lokalisirter Reizung an der Lungenvene sehen wir dieselbe Erscheinung bei Versuch LI, Fig. 74



N:o 22 und 28. In derselben Weise verhalten sich die übrigen hierher gehörigen Versuche, die wir besitzen.

Eine nicht zu unterschätzende Stütze dieser Auffassung, dass der neue Reiz die Acceleration der Schlagfolge aufhebt, liegt darin, dass wenn man den Sinus bei der einmal eingeleiteten Acceleration ganz ungestört sich selber überlässt, so dauert dieselbe viel länger wie sonst. Bei Versuch LIX betrug die normale Pulsfrequenz in 10  $\mu$  5; nach einer am Ende von  $\mathcal{A}_1$  stattgefundenen Reizung stieg sie sogleich auf 7 in 10  $\mu$ . Jetzt wurde keine Reizung mehr ausgeführt, sondern der Sinus schrieb seine Zuckungen, so lange noch Platz auf dem Papier war. Die Pulsfrequenz in je 10  $\mu$  betrug jetzt: 7—7—7—7— $6\frac{3}{4}$ — $6\frac{3}{4}$ — $6\frac{3}{4}$ — $6\frac{3}{4}$ — $6\frac{3}{4}$ — $6\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$ . Die Acceleration währte also wenigstens 190  $\mu$  d. h. ungefähr 2 Minuten. Und wie die Zahlen zeigen, ist die Pulsfrequenz am Ende dieser zwei Minuten noch erheblich grösser wie normal. Wir können es daher als entschieden ansehen, dass eine eingesetzte Reizung, unter dazu geeigneten Umständen, die normale Schlagfolge wieder herstellen kann.

Was aber die Erklärung dieser Wirkung einer neuen Reizung sehr erschwert ist erstens, dass man sehr viele Mal den Sinus während der Acceleration reizen kann, bevor diese Wirkung eintritt, und zweitens, dass es uns nicht möglich gewesen ist, einen bestimmten Punkt der Sinusperiode herauszufinden, wo die eingesetzte Reizung dieses Aufheben der Acceleration zu Folge hat. Denn bei einigen Versuchen geschieht dies durch eine Reizung im Beginn der reizbaren Periode, bei anderen hat dagegen eine viel später stattfindende Reizung den betreffenden Erfolg. Eine nähere Analyse des Vorganges ist daher noch nicht möglich.

Bei localisirter Reizung ist es uns nicht gelungen, ganz bestimmte Hemmungserscheinungen als unmittelbare Folge des Reizes zu finden.

Betreffend der Grösse der durch den Reiz ausgelösten Zuckungen gilt wesentlich dasselbe wie bei nicht localisirter Reizung. Je früher die Reizung in der reizbaren Periode stattfindet, um so kleiner ist die erhaltene Extrazuckung; vgl. in dieser Hinsicht Fig. 77 (Versuch LI, Reizung an der Lungenvene). Ob die bei Reizung am Ende von  $\mathcal{A}_3$  und während der Pause ausgelösten Zuckungen, welche oft steiler aufsteigen und höher werden wie

die gewöhnlichen, in irgend einer Weise von der Reizstelle abhängig seien, haben wir durch eine genaue Durchmusterung unserer Versuche zu entscheiden versucht. Wir können aber keine bestimmte Beziehung in dieser Hinsicht feststellen.

Dagegen stellte es sich heraus, dass diese »übermaximalen« Zuckungen in grossem Grade vom Präparate selbst abhängig sind. Denn ein starker Zuwachs der Zuckungshöhe zeigt sich nur bei einigen Präparaten; bei diesen aber in allen Fällen, wenn die Reizung am Ende der reizbaren Periode geschieht, gleichgültig wo die Elektroden angebracht sind.

Bei einigen von den Versuchen mit lokalisirter Reizung sind die Zuckungen verhältnissmässig stark gewesen, so dass die Bestimmung der Latenzdauer der Extrazuckungen genauer wie bei den in Kap. IV mitgetheilten Versuchen auszuführen war. Die Ergebnisse unserer Messungen sind in der folgenden Tabelle enthalten. Zu derselben muss bemerkt werden, dass wir mit  $\Delta_0$  den allerersten Anfang der reizbaren Periode bezeichnet haben. Es ist nämlich, wie wir schon früher angedeutet haben, nothwendig diesen Abschnitt besonders für sich zu behandeln, weil die Latenzdauer der während derselben ausgelösten Zuckungen sehr lang ist. Die mit fester Schrift gedruckten Zahlen sind die Mittelwerthe, die unter denselben stehenden kleineren Zahlen geben die Maxima und Minima der gefundenen Latenzzeiten an. Um die beweisende Kraft der Mittelwerthe beurtheilen zu gestatten, ist auch die Zahl der jedem zu Grunde liegenden einzelnen Beobachtungen in der Tabelle angegeben. Die Zeiten bedeuten Metronomschläge ( $= \frac{1}{100}$  Minuten).

Versuch XLVII.

Reizungsstelle.	$\Delta_0$	$\Delta_1$	$\Delta_2$	$\Delta_3$	$\Delta_4$	Zahl der Beobachtungen in 1. 2. 3. 4. 5.
An der Lungen- vene	0.76 (0.79—0.74)	0.40 (0.44—0.36)	0.27 (0.32—0.26)	0.19 (0.20—0.17)	—	2 8 8 3 —
An der Vorhofs- grenze	—	0.32	0.30 (0.37—0.22)	0.23 (0.24—0.22)	0.14 (0.25—0.10)	— 1 9 2
An der hinteren Seite einer oberen Hohlvene	0.51	0.37 (0.39—0.34)	0.27 (0.36—0.23)	0.25	0.26	1 2 6 2
An der vorderen Wand zwischen den oberen Hohl- venen	0.68	0.52 (0.68—0.36)	0.25 (0.44—0.17)	0.13 (0.15—0.11)	0.11 (0.13—0.10)	1 9 14 5

## Versuch LI.

Reizungsstelle.	$^1A_0$	$^2A_1$	$^3A_2$	$^4A_3$	$^5\pi$	Zahl der Beobachtungen bei 1. 2. 3. 4. 5.
An der Lungen- vene	0.53 (0.86—0.40)	0.40 (0.56—0.33)	0.28 (0.32—0.25)	0.23	—	5 7 4 1 —
An der Vorhofs- grenze	0.60 (0.68—0.59)	0.44 (0.65—0.34)	0.35 (0.40—0.32)	0.18 (0.20—0.17)	0.10	4 9 7 4 1
An der äusseren Seite einer obe- ren Hohlvene	—	—	0.42 (0.44—0.40)	0.30 (0.42—0.17)	0.13	— — 3 9 1
An der vorderen Wand zwischen den oberen Hohl- venen	—	—	0.44 (0.56—0.32)	0.34 (0.40—0.29)	0.18 (0.26—0.10)	— — 9 3 2

## Versuch LIII.

Reizungsstelle.	$^1A_0$	$^2A_1$	$^3A_2$	$^4A_3$	$^5\pi$	Zahl der Beobachtungen bei 1. 2. 3. 4. 5.
An der Lungen- vene	0.39 (0.52—0.29)	0.33 (0.40—0.27)	0.27 (0.29—0.23)	0.22 (0.23—0.20)	—	8 4 4 3 —
An der Vorhofs- grenze	0.44 (0.52—0.40)	0.34 (0.36—0.32)	0.24 (0.28—0.20)	0.18 (0.20—0.15)	0.18 (0.22—0.10)	3 2 2 3 3
An der vorderen Wand einer obe- ren Hohlvene	0.51 (0.54—0.48)	0.45 (0.54—0.38)	0.34 (0.39—0.29)	0.30 (0.32—0.28)	—	2 6 5 2 —
An der vorderen Wand zwischen den oberen Hohl- venen	0.48 (0.58—0.38)	0.28 (0.33—0.26)	0.26 (0.34—0.24)	0.28 (0.29—0.26)	0.29	5 3 8 3 1

## Versuch LIV.

Reizungsstelle.	$^1A_0$	$^2A_1$	$^3A_2$	$^4A_3$	$^5\pi$	Zahl der Beobachtungen bei 1. 2. 3. 4. 5.
An der Lungen- vene	0.54 (0.63—0.44)	0.35 (0.44—0.27)	0.23 (0.31—0.18)	0.20 (0.20—0.19)	—	7 8 9 2 —
An der Vorhofs- grenze	0.57 (0.76—0.42)	0.35 (0.55—0.23)	0.24 (0.27—0.17)	0.17 (0.19—0.16)	—	7 10 7 5 —
An der äusseren Wand einer obe- ren Hohlvene	0.77	0.33 (0.50—0.25)	0.23 (0.27—0.17)	0.22 (0.25—0.19)	—	1 11 4 3 —
An der vorderen Wand zwischen den oberen Hohl- venen	0.51 (0.59—0.43)	0.36 (0.43—0.31)	0.27 (0.33—0.17)	0.19 (0.30—0.14)	0.22	5 8 3 4 1



*Versuch LVI.*

Reizungsstelle.	$^1\Delta_9$	$^2\Delta_1$	$^3\Delta_2$	$^4\Delta_3$	$^5\pi$	Zahl der Beobachtungen bei 1. 2. 3. 4. 5.				
An der Lungen- vene	—	—	0.51 (0.52—0.50)	0.38 (0.40—0.35)	0.22 (0.29—0.08)	—	—	2	2	4
An der Vorhofs- grenze	—	—	0.36 (0.47—0.30)	0.27 (0.38—0.20)	—	—	—	14	12	—
An der äusseren Wand einer obe- ren Hohlvene	—	—	0.51 (0.68—0.23)	0.37 (0.53—0.26)	0.19	—	—	9	9	—

*Versuch LIX.*

Reizungsstelle.	$^1\Delta_0$	$^2\Delta_1$	$^3\Delta_2$	$^4\Delta_3$	$^5\pi$	Zahl der Beobachtungen bei 1. 2. 3. 4. 5.				
An der Lungen- vene	—	0.24 (0.33—0.19)	0.22 (0.26—0.17)	0.18 (0.19—0.16)	—	—	7	8	4	—
An der Vorhofs- grenze	0.72	0.53	0.50 (0.55—0.44)	0.37 (0.47—0.29)	0.15 (0.20—0.08)	1	1	7	6	3
An der äusseren Wand einer obe- ren Hohlvene	0.79 (0.86—0.68)	—	0.32 (0.44—0.22)	0.27 (0.29—0.26)	0.21	6	—	11	4	1
An der vorderen Wand zwischen den oberen Hohl- venen	0.90	0.55 (0.68—0.36)	0.38 (0.44—0.33)	0.28 (0.37—0.20)	0.23	1	4	5	10	1

Eine Durchsicht der eben mitgetheilten Versuche lehrt, dass die Latenzdauer der durch den Reiz ausgelösten Zuckung oder Reihe von Zuckungen ganz bestimmt von dem Abschnitte, wo die Reizung stattgefunden hat, abhängig ist. Das Ergebniss, welches die in Kap. IV angeführten Messungen wahrscheinlich machten, aber nicht ganz sicher bewiesen, scheint durch die jetzt vorliegenden einwurfsfrei festgestellt. Wenn die Reizung eben im Beginn der reizbaren Periode fällt, ist die Latenzdauer sehr lang; je später aber sie stattfindet, um so kürzer wird dieselbe, bis sie zuletzt kaum merkbar wird, wenn der Reiz den Sinus sehr spät in der Pause trifft, wo möglicherweise der natürliche Reiz schon wirksam ist. Im Betreff der Variationen, welche bei einigen Versuchen sehr stark, bei anderen aber ziemlich klein sind, muss bemerkt werden, dass es nicht immer möglich gewesen ist, die Eintheilung der Si-



nusperiode genau festzuhalten. Wir hatten die Bezeichnungen gemacht bevor wir die Messungen der Latenzdauer ausführten und wollten nun mehr keine Veränderungen darin vornehmen, um nicht dadurch verleitet zu werden, das geahnte Gesetz noch prägnanter hervortreten zu lassen.

Wir wagten es kaum, eine Hoffnung zu hegen, die Latenzdauer in irgend einer Beziehung zu der Reizstelle zu finden. Die Messungen geben auch keine Stütze für eine solche Annahme. Bei den verschiedenen Versuchen variiren die Latenzzeiten freilich, wenn die eine oder die andere Stelle des Sinus gereizt worden ist; es findet sich aber darin keine Gesetzmässigkeit: bei einem Versuche zeigt die eine, bei einem anderen Versuche eine andere Stelle die längste, resp. die kürzeste Latenzdauer.

Die in diesem Kapitel mitgetheilten Beobachtungen gestatten also folgende Schlüsse.

1. Wenn die Reizung während des Stadiums der steigenden Energie stattfindet, so ist sie immer wirkungslos, welche Stelle des Sinus auch von dem Reiz getroffen wird. Zuweilen zeigt sich die nachfolgende Pause verlängert; dies scheint aber nicht von der Reizstelle abhängig zu sein;

2. Auch bei Reizung im Beginn des Stadiums der sinkenden Energie erhält man in einigen Fällen keine Wirkung. Dies gilt besonders wenn die Reizung nicht an der Lungenvene oder an der Sinusgrenze geschieht. Es scheint also dass diese Stellen vielleicht erregbarer wie die uebrigen Theile des Sinus sind;

3. Bei Reizung während  $\mathcal{J}_3$  und  $\pi$  ist der Erfolg immer nur eine einzelne Extrazuckung, welche von einer normalen oder verlängerten Pause gefolgt, gleichgültig welche Stelle des Sinus primär gereizt wird;

4. Bei Reizung während  $\mathcal{J}_2$  und  $\mathcal{J}_1$  ist die Wirkung oft eine Extrazuckung, welche aber in diesen Fällen entweder von normaler oder kürzerer Pause gefolgt wird, gleichgültig wo der Reiz den Sinus trifft. Besonders aber bei Reizung während  $\mathcal{J}_1$  stellt sich als Folge derselben eine Doppelcontraction von einer kurzen Pause gefolgt dar; auch diese Erscheinung kann nicht bestimmt als von der Reizstelle abhängig bezeichnet werden;

5. Auch kann bei Reizung während der genannten Abschnitte der Sinusperiode eine Acceleration auftreten. Diese

Acceleration verdankt ihre Erscheinung einer Reizung einer Stelle an der Lungenvene. Wenn sie bei anderen Reizstellen auftritt, so ist sie sehr wahrscheinlich von Stromesschleifen, welche sich ueber diese Stelle ausbreiten, bedingt;

6. Diese Acceleration kann durch eine eingesetzte Reizung wieder aufgehoben werden; in welchem Abschnitte der Sinusperiode die Reizung stattfinden muss, um diese Wirkung hervorzurufen, ist nicht möglich gewesen exact zu entscheiden;

7. Die Latenzdauer der Extracontractionen ist ziemlich gross und unabhängig von der Reizstelle. Dagegen variirt sie je nach dem die Reizung früher oder später in die reizbare Periode fällt; je früher sie stattfindet, um so grösser ist die Latenzdauer; auf der anderen Seite ist sie am Ende der Pause sehr klein;

8. Hinsichtlich der Grösse der Extracontractionen gilt das, was wir in Kap. IV gefunden haben. Die bei Reizung am Ende von  $J_3$  und während der Pause ausgelösten Contractionen sind nicht selten uebermaximal. Dies ist aber nicht von der Reizstelle, sondern vielmehr von dem betreffenden Präparate selbst abhängig.

## Kap. VI.

### Theoretische Betrachtungen der Versuchsergebnisse.

Nachdem wir das thatsächliche Material, welches wir gesammelt, vorgelegt haben, erübrigt es uns zu untersuchen in wie fern dasselbe von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus geordnet werden kann, sowie die physiologischen Eigenschaften des Sinus mit denjenigen der uebrigen Abtheilungen des Froschherzens zu vergleichen. Es ist natürlich nicht unsere Absicht diese Vergleichung in allen Einzelheiten durchzuführen; wir wollen hier nur die wichtigsten Erscheinungen einander gegenüber zusammenstellen.

Warscheinlich ist kein anderer Theil des Froschherzens so complicirt in seiner physiologischen Wirkungsweise wie eben der Sinus. Denn alle die Nervenbahnen, welche das centrale Nervensystem mit dem Herzen verbinden, laufen ja durch

denselben, und im Sinus selbst haben wir ausserdem noch den nach REMAK genannten Ganglienhäufen, dessen physiologische Bedeutung, trotz aller Mühe welche darauf verwendet worden ist, noch lange nicht klar dasteht.

Von vorn herein haben wir bei jedem Reizungsversuche am Sinus zu unterscheiden: 1) die rein musculäre Erregung; 2) die Erregung der hemmenden Nerven und etwaigen Nervencentren; 3) die Erregung der beschleunigenden Nerven und etwa vorhandenen beschleunigenden Nervencentren.

Wie bekannt haben, dazu durch die wichtigen Untersuchungen BOWDITCHS Veranlasst, MAREY<sup>1)</sup> sowie, unter LOVÉN'S Leitung, HILDEBRAND<sup>2)</sup> die Einwirkung von einzelnen Reizen auf die Thätigkeit der Herzkammer untersucht, und vor einem Jahr hat LOVÉN<sup>3)</sup> neue Thatsachen ueber das Verhalten des Vorhofes bei einzelner Reizung mitgetheilt.

MAREY fand, dass die Herzkammer beim Frosch in jeder Herzperiode einen Abschnitt zeigt, während welches sie im Allgemeinen nicht reizbar ist. Dieser Abschnitt entspricht den Beginn der Kammer-Systole; wenn die Reizstärke aber sehr gross ist, erhält man jedoch eine Extrazuckung, gleichgültig in welchem Abschnitt der Herzperiode die Reizung stattfindet.

Die Versuche HILDEBRANDS, bei welchen die Localisirung des Reizes genauer wie bei denjenigen MAREYS beobachtet wurde, bestätigten im Wesentlichen die Ergebnisse von MAREY, jedoch mit der wichtigen Beschränkung, dass in seinen Versuchen die Reizung während der ganzen Systole wirkungslos war. Die abweichenden Resultate MAREYS seien nach HILDEBRAND dadurch bedingt, dass bei starken Strömen Stromeschleifen auf den Vorhof sich ausbreiteten und durch eine primäre Reizung des Vorhofes die Contraction der Kammer hervorruften.

Der Vorhof des Froschherzens stimmt nach LOVÉN in manchen Punkten mit der Kammer ueberein. Wie bei dieser gilt es auch beim Vorhof, dass er, wenn er während seiner Diastole mittelst eines Oeffnungsinductionsschlages von genügen-

<sup>1)</sup> MAREY, Travaux du laboratoire. II; Paris 1876, s. 63—86.

<sup>2)</sup> HILDEBRAND, Nordiskt Medicinskt Arkiv. IX n:r 15: 1877.

<sup>3)</sup> LOVÉN, Mittheilungen vom physiologischen Laboratorium in Stockholm; IV; 1886.



der Stärke gereizt wird, eine Extracontraction zeigt, aber während der ganzen Systole jeder Reizung refractär ist. Die uebrigen Erscheinungen, welche LOVÉN betreffend des Vorhofes kennen gelehrt hat, werden wir etwas später besprechen.

Wie man sieht, stimmt der Venensinus mit der Kammer und dem Vorhofe in so fern vollständig ueberein, dass auch er eine refractäre Periode zeigt, und dass diese mit der refractären Periode der eben genannten Herztheile, wie sie von HILDEBRAND und LOVÉN ermittelt ist, genau sich deckt. Denn auch der Sinus ist bis zum erreichten Maximum seiner Contraction für jede Reizung von der von uns angewandten Stärke ganz unempfindlich. In dieser Hinsicht macht nach ENGELMANN der Bulbus aortae von den uebrigen Theilen des Froschherzens eine Ausnahme, denn sehr starke Reize haben Erfolg, auch wenn sie im Stadium der steigenden Energie, selbst ganz zu Anfang derselben, den Bulbus treffen.<sup>1)</sup>

Wenn LOVÉN während eines Abschnittes, welcher 0.1 Sec. nach dem Maximum der Systole begann und 0.1 Sec. oder ein klein wenig mehr dauerte, den Vorhof mit Inductionsströmen reizte, erhielt er nach einem einzelnen Reiz eine doppelte Contraction, indem der Vorhof dann zwei Contraktionen unmittelbar nach einander ausführte. Von diesen Contraktionen war entweder die erste oder die zweite die höhere, je nachdem die Reizung später oder früher in dem eben angegebenen Zeitabschnitte stattfand. Durch eine nähere Discussion der Bedingungen für das Hervortreten dieser Doppelcontraktionen machte LOVÉN es wenigstens in hohem Grade wahrscheinlich, dass dieselben durch eine Thätigkeit der in der Vorhofs-Sinusgrenze befindlichen Ganglienzellen hervorgerufen wurden. Endlich fand LOVÉN, dass eine einzelne Reizung sogar eine Reihe von bis zu 20 Contraktionen in einem accelerirten Rhythmus auslösen konnte, wenn nämlich die Elektroden eben an der Vorhofs-Sinusgrenze angelegt waren. Für das Erscheinen dieser Acceleration war es gleichgültig, während welches Abschnittes seiner Periode das Herz gereizt wurde; sowohl während Systole wie während Diastole stellte die Acceleration sich ein, wenn nur die Reizung an der Grenze gegen den Sinus geschah.

<sup>1)</sup> ENGELMANN, Archiv für die ges. Physiologie, Bd 29, S. 451; 1882.



Wie aus der ausführlichen Darstellung unserer Versuchsergebnisse hervorgeht, bilden unsere Untersuchungen im Wesentlichen eine Bestätigung von den Ermittlungen LOVÉNS. Denn auch wir haben in Folge eines einzelnen Reizes zu Anfang des reizbaren Abschnittes sehr leicht Doppelcontractionen erhalten können; ebenso ist bei unseren Versuchen die stärkere Acceleration unter dazu geeigneten Umständen aufgetreten, und zwar, wie es ja bei directer Sinusreizung von vorn herein zu erwarten war, noch schöner und länger dauernd wie bei den Versuchen am Vorhof. Es hat sich aber bei unseren Versuchen am Sinus herausgestellt, dass diese Acceleration nur dann hervortritt, wenn die Reizung während eines bestimmten, wenn auch nicht ganz scharf abzugrenzenden Abschnittes der Sinusperiode geschieht.

In diesem Zusammenhange darf es nicht unerwähnt bleiben, dass ENGELMANN, als er mit genügend starken Inductionsströmen den Bulbus aortae reizte, als Wirkung eines einzelnen Reizes eine längere oder kürzere Reihe von Contractionen beobachtete.

Auch hinsichtlich der Pause nach der Extracontraction stimmen unsere Ergebnisse mit denjenigen LOVÉNS am Vorhof ziemlich gut ueberein. MAREY fand dass die von einem einzelnen Reiz ausgelöste Extracontraction der Herzkammer in der Regel von einer verlängerten Pause gefolgt wurde, und HILDEBRAND konnte dies nur bestätigen. Für den Vorhof fand LOVÉN, dass jede Extrazuckung in der Regel von einer verlängerten Pause gefolgt wird. »Von dieser Regel scheint aber diejenige Contraction abzuweichen, welche durch Reizung im ersten Beginn der wirksamen Periode hervorgerufen wird. Diese Contraction scheint nämlich vielmehr zwischen zwei spontanen, welche in ungefähr normaler Entfernung von einander sind, eingeschoben zu sein.« Er fügt ferner hinzu: »Eine genaue Relation zwischen der Dauer der Pause und der Entfernung des Reizungs Augenblickes von nächstvorhergehender Systole haben wir freilich nicht nachweisen können; es scheint aber die Dauer der Pause im Allgemeinen länger zu werden nach den doppelten Contractionen sowie nach denjenigen, welche am Ende der wirksamen Periode ausgelöst werden. Zuweilen ist nicht nur die nächste sondern auch die zweite darnach folgende Pause ein wenig verlängert.«

Der Sinus, wie er nach unseren Versuchen sich darstellt, stimmt mit dem Vorhofe erstens darin ueberein, dass die Extra-

contraction nicht in allen Fällen von einer verlängerten Pause gefolgt wird; ferner auch darin, dass die Pause nach der bei Reizung im Beginn der reizbaren Periode erhaltenen Extrazuckung kürzer wie normal ist. Auch zeigen diejenigen Extrazuckungen des Sinus, welche während der Pause ausgelöst werden, eine bestimmte Tendenz von einer verlängerten Pause gefolgt zu werden. Dass die zweite nach der Extrazuckung folgende Pause auch bei dem Sinus zuweilen etwas verlängert erscheint, haben wir oben bemerkt.

Es zeigen sich aber auch Unterschiede zwischen dem Sinus und dem Vorhofs. Beim Sinus sind die Doppelcontractionen nicht von einer verlängerten Pause gefolgt und die Verlängerung der Pause nach einer Extracontraction ist ueberhaupt etwas, was eigentlich nur bei Reizung am Ende des reizbaren Abschnittes zu finden ist.

Das Stadium der latenten Wirkung fand MAREY von dem Abschnitte der Herzperiode, wo die Reizung geschah, in derjenigen Weise abhängig, dass es um so länger ist, je früher in dem reizbaren Abschnitte das Herz von dem Reize getroffen wurde. Aus den Versuchen HILDEBRANDS schien hervorzugehen, dass die Latenzdauer der Extrazuckungen, welche im Beginn der Diastole ausgelöst wurden, sehr lang war; ferner dass sie kleiner wurde bei Reizung in der Mitte derselben; sowie dass die Latenzdauer bei noch später erfolgender Reizung wieder zunahm, bis endlich am Ende der Pause die Reizung keine Wirkung mehr ausübte, sondern die spontane Contraction in gewöhnlicher Weise sich darstellte. Für den Vorhof lässt LOVÉN es unentschieden, ob die Latenzdauer nach dem Zeitabschnitt, wann die Reizung stattfindet, in irgend einer regelmässigen Weise wechselt. Ueber den Bulbus Aortae berichtet ENGELMANN dass je früher der zweite Reiz einfiel, um so länger war die Dauer des Latenzstadiums.

Unsere Versuche stimmen am Besten mit denjenigen von MAREY und ENGELMANN ueberein. Freilich sind die Werthe, die wir gefunden haben, sehr schwankend, es lässt sich aber aus denselben das Gesetz, dass die Latenzdauer abnimmt je später in dem reizbaren Abschnitte die Reizung stattfindet, mit ziemlich befriedigender Bestimmtheit herauslesen. Und soviel scheint jedenfalls ganz sicher erwiesen zu sein, dass die Latenzdauer bei Reizung während der Pause jedenfalls nicht wieder zunimmt, wie es HILDEBRAND für die Herzkammer gefunden hat.

Wie die Grösse der Extracontraction bei Kammer, Vorhof und Bulbus nach einer bestimmten Regel von dem Zeitabschnitte, wann die Reizung stattgefunden hat, abhängt, so ist auch der Fall mit dem Sinus. Nur eine einzige Ausnahme stellt er in dieser Hinsicht dar; uebermaximale Zuckungen, wie diejenigen, welche bei Reizung während  $J_3$  und  $\pi$  bei einigen Versuchen von uns erhalten worden sind, hat man, unseres Wissens, als Erfolg der Reizung bei anderen Herztheilen nie erwähnt.

Bevor wir weiter gehen, müssen wir die jetzt mitgetheilten Thatsachen ueber den Erfolg der Reizung während des reizbaren Abschnittes der Herzperiode näher betrachten, um, wenn möglich, zu entscheiden in wie fern die unter der Einwirkung des Reizes erhaltenen Zuckungen oder Reihe von Zuckungen von einer directen Muskelreizung oder von einer Reizung etwaiger accelerirenden Nerven oder Nervencentren bedingt sind. Darüber kann kein Zweifel sein, dass die einfache Extrazuckung durch die unmittelbare Einwirkung des Reizes auf die Muskelsubstanz selbst, ohne Vermittelung irgend einer beschleunigenden Nervengebilde, hervorgerufen ist. Denn die Reizungsversuche an der ganglienfreien Herzspitze, sowie an dem Bulbus aortae, welcher nach ENGELMANN von Gangliencellen ganz frei ist, zeigen so bestimmt wie möglich, dass der Herzmuskel ebenso wie die Skeletmuskeln direct reizbar ist.

Anders ist es mit den Doppelcontractionen. Von allen Theilen des Herzens werden derartige Zuckungen in Folge eines einzelnen Reizes nur bei dem Sinus, dem Vorhof und dem Bulbus erhalten. Betreffend des Vorhofes hat LOVÉN, wie schon oben angeführt ist, mit grosser Wahrscheinlichkeit nachgewiesen, dass die Erscheinung der Doppelcontractionen von einer Reizung an der Grenze gegen den Sinus, d. h. von einer Wirkung der dort befindlichen Gangliencellen bedingt ist. Nichts wäre dann einfacher als anzunehmen, dass, sowohl beim Vorhofe wie beim Sinus, die Doppelcontractionen der Reizung der genannten Gangliencellen ihr Entstehen verdanken, wenn nicht auch bei dem ganglienfreien Bulbus solche Doppelcontractionen entstehen würden. Und der Sinus giebt, wie oben bemerkt, fast regelmässig bei allen Stellen, wo er gereizt wird, Doppelcontractionen, wenn die Reizung genügend stark ist. Dies kann freilich von Stromesschleifen, welche die



accelerirenden Gebilde durchsetzen, bedingt sein; in der ersten Reihe unserer Beobachtungen, bei welcher wir den Reiz nicht localisirten und wo der Ström, in Folge davon, dass er durch eine Flüssigkeitsschicht durchgehen musste, ziemlich schwach war, haben wir bei einigen Versuchen die Doppelcontraction gänzlich vermisst, möglicherweise darum, weil die Gangliencellen nicht von Stromesschleifen genügender Stärke durchgesetzt wurden. Es ist daher nicht unmöglich, dass es wirklich die Gangliencellen sind, durch deren Reizung die betreffende Erscheinung ausgelöst wird, obgleich dies, unseres Erachtens, nicht ganz sicher festgestellt ist, denn es liesse sich denken, dass die Muskulatur des Sinus und des Bulbus in dieser Hinsicht von derjenigen der uebrigen Theile des Herzens verschiedener Natur wäre und dass das Fehlen der Doppelcontractionen bei den eben genannten Versuchen dadurch bedingt wäre, dass die Reizung zu schwach war, um dieselben hervorzurufen.

Dagegen scheint es uns ziemlich gut erwiesen, dass die von LOVÉN und von uns beobachtete lange währende Acceleration nur durch die Reizung eines accelerirenden Centrums zu erklären ist. Denn erstens tritt sie in ihrer vollen Stärke nur bei Reizung einer ganz bestimmten Stelle des Sinus auf, und zweitens wird sie bei directer Reizung des Vorhofes oder der Herzspitze nie beobachtet. Die Acceleration, welche ENGELMANN am Bulbus gefunden hat, scheint im Verhältniss zu derjenigen, welche am Sinus auftritt, ziemlich klein zu sein; wenigstens ist in den von ihm mitgetheilten Beispielen die grösste Wirkung einer einzelnen Reizung nur 13 Pulsschläge, während wir deren bis zu 126 begegnet haben. Unter diesen Umständen scheint es uns den Thatfachen Gewalt zu thun, wenn wir die Wirkung eines accelerirenden Centrums in dieser Erscheinung nicht anerkennen wollten.

Im Zusammenhange hiermit muss bemerkt werden, dass MARCHAND, bei Reizung des Ventrikels des Froschherzens an der Atrioventriculargrenze, einen ganz ähnlichen Erfolg eines einzelnen Reizes beobachtet hat.<sup>1)</sup>

Die im Kap. V mitgetheilten Versuche zeigen, dass diejenige Stelle der Sinuswand, von welcher aus die Acceleration am Besten ausgelöst werden kann, in der Gegend an der

<sup>1)</sup> MARCHAND, Archiv für die ges. Physiologie. Bd 18, S. 513—538; 1878.



Lungenvene liegt. Wir müssen daher annehmen, dass irgend wo dort Gangliencellen liegen, welche die Eigenschaft haben unter geeigneten Umständen als Folge einer einmaligen Reizung eine lange dauernde Acceleration der Schlagfolge des Sinus zu vermitteln. Was von allgemeinem Standpunkte aus sehr wichtig erscheint, ist die Thatsache, dass dies Centrum, nur wenn sie während eines umgeschriebenen Abschnittes der Sinusperiode gereizt wird, diese accelerirende Wirkung zu entwickeln vermag.

Diese Auffassung von der Existenz eines accelerirenden Centrums wird in wesentlichem Grade dadurch gestützt, dass die einmal eingeleitete Acceleration durch eine eingesetzte Reizung wieder aufgehoben werden kann. Es ist freilich wahr, dass diese Wirkung einer neuen Reizung nicht immer sich darstellt; wie früher bemerkt ist, kann man während der Acceleration den Sinus mehrmals reizen und bekommt dabei nur eine Extrazuckung, nach deren Ablauf die Acceleration in der früheren Weise ungestört sich fortsetzt. Endlich wird jedoch durch eine neue Reizung die accelerirte Schlagfolge plötzlich wie abgeschnitten und der normale Rhythmus der Sinusbewegung mit einem Mal wieder hergestellt. Dass dies nicht von irgend einer Zufälligkeit bedingt ist, wird dadurch erwiesen, dass die Acceleration sehr viel länger dauert, wenn man den Sinus ganz sich selbst ueberlässt, ohne denselben im mindesten zu reizen.

Diese Beobachtungen stehen in der besten Uebereinstimmung mit dem, was HEIDENHAIN und BUBNOFF ueber die Erregung und Hemmung nervöser Centren ermittelt haben.<sup>1)</sup> Wir hätten also in dem von uns beobachteten Aufheben der Acceleration ein neues Beispiel, wie eine Reizung, wenn sie ein in Thätigkeit begriffenes Centrum mit zweckmässiger Stärke angreift, dessen Thätigkeit wieder aufzuheben vermag. Und dieser Wechsel zwischen Erregung und Hemmung lässt sich ueberhaupt kaum besser demonstrieren, wie an den bestgelungenen Versuchen am Froschsinus.

Von dieser Hemmung eines in Erregung versetzten accelerirenden Centrums glauben wir bei unseren Versuchen eine andere Hemmung gewöhnlicher Art unterscheiden zu müssen. Diese Hemmung tritt während einer tetanisirenden Reizung

<sup>1)</sup> HEIDENHAIN und BUBNOFF, Archiv für die ges. Physiologie, Bd 26, S. 137—200; 1881.

entweder als eine Verminderung der Pulsfrequenz oder als eine ganz deutliche diastolische Erschlaffung des Sinus hervor. Nach der tetanisirenden Reizung stellt sie sich als ein kürzer oder länger dauernder diastolischer Stillstand dar, nach welchem die Zuckungen allmählich erscheinen, bis sie endlich wieder in normaler Schlagfolge oder sogar mit noch grösserer Frequenz da sind. Bei Reizung mit einzelnen Inductionsströmen stellt sich diese Hemmung nur als eine zuweilen auftretende Verlängerung der Pause dar. Diese Verlängerung der Pause wird, obwohl lange nicht als Regel, beobachtet bei Reizung während des Stadiums der steigenden Energie, ferner wenn der Reiz den Sinus während der reizbaren Periode trifft und stellt sich endlich auch nach der sonst normalen Contraction, welche die Extracontraction folgt, dar.

Es scheint uns nicht möglich diese, so zu sagen gewöhnliche oder typische Hemmung als von einer Wirkung der eben besprochenen Art des accelerirenden Centrums abhängig aufzufassen. Die charakteristische Erscheinungsweise der letztgenannten Hemmung ist die, dass sie nur in dem Falle auftritt, dass das betreffende Centrum erregt ist, wenn die neue Reizung es trifft. Angenommen dass die normalen Bewegungen des Sinus von der Wirkung dieses accelerirenden Centrums bedingt seien — was uebrigens gar nicht erwiesen ist — so würde man erwarten, dass bei einer tetanisirenden Reizung die echte Hemmung<sup>1)</sup> während der Reizung sehr oft hervortreten müsste. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Unter den zahlreichen hierher gehörigen Versuchen, welche wir gemacht, haben wir während der Reizung nur bei 2 Versuchen diese typische Hemmung beobachtet, aber dann vollständig ausgeprägt. Diese Einwendung könnte aber freilich durch die Bemerkung beseitigt werden, dass bei tetanisirender Reizung Erregung und Hemmung immerfort mit einander wechseln und dass in Folge dessen die Ergebnisse in einer Art sich darstellen müssen, welche bei unserer geringen Kenntniss von der Wechselwirkung der Erregung und Hemmung bei nervösen Centren von vorn herein gar nicht zu construiren wäre.

---

<sup>1)</sup> Um die typische Hemmung von der durch eine eingesetzte Reizung stattfindende Hemmung der Thätigkeit eines Nervencentrum zu unterscheiden, werden wir bei den folgenden Betrachtungen die erstere als »echte Hemmung« bezeichnen.

Wenn es aber das beschleunigende Centrum wäre, welches in Folge einer directen Reizung seine Thätigkeit einstellte und also eine echte Hemmung der Sinusbewegungen veranlasste, so sollte man ferner, nach den Erfahrungen ueber die Wirkung einer einmaligen Reizung während der Acceleration, erwarten, dass auch sonst, beim normalen Rhythmus der Herzschräge, durch eine momentane Reizung die Schlagfolge des Herzens verlangsamt würde, natürlich immer vorausgesetzt dass diese ueberhaupt durch die Thätigkeit dieses Centrum veranlasst wäre. Dies ist aber nie der Fall, denn, wie schon mehrmals bemerkt, haben wir bei einmaliger Reizung während der normalen Schlagfolge nur ausnahmsweise eine nie sehr markirt hervortretende verlangsamende Wirkung, in keinem einzigen Falle aber eine länger währende Frequenzabnahme gefunden.

Dass es aber wirklich ein nervöses Gebilde ist, dessen Reizung wenigstens bei tetanisirenden Inductionsströmen, die echte Hemmung während der Reizung und den Stillstand nach derselben bedingt, sowie dass der letztere nicht etwa die Folge einer Ermüdung ist, geht daraus hervor, dass der Stillstand nach der tetanisirenden Reizung nicht mehr erscheint, wenn der Sinus durch Atropin vergiftet ist. Es muss also dieser Stillstand und damit aller Wahrscheinlichkeit nach auch die echte Hemmung während der Reizung, von der Thätigkeit irgend eines nervösen Gebildes, welches von Atropin beeinflusst wird, d. h. von den Endigungen der hemmenden Fasern des Vagus, abhängen. Und wenn wir die Wirkung der Vagusreizung mit den besprochenen echten hemmenden Wirkungen der directen Sinusreizung unter einander vergleichen, so werden wir finden, dass beide genau sich decken. Wenn der Vagus gereizt wird, so stellt sich entweder eine Verlangsamung oder ein diastolischer Stillstand ein; ganz dasselbe begegnen wir bei den betreffenden Versuchen am Sinus. Ebenso wie bei tetanisirender Vagusreizung wird die tetanisirende Sinusreizung von einem länger oder kürzer dauernden diastolischen Stillstand nachgefolgt.

Die Acceleration, resp. die tonische Zusammenziehung des Sinus, welche während der Reizung als Regel auftritt, ist durch die directe Reizung der Muskelsubstanz bedingt, denn während des Vagusstillstandes ist ja, wie längst bekannt, die Muskelsubstanz an und für sich direct reizbar. Die Wirkung einer



einmaligen Reizung des Vagus ist immer nur sehr schwach und wenig ausgeprägt. Dasselbe wäre, wenn unsere Auffassung richtig ist, auch bei Reizung der hemmenden Gebilde im Venensinus der Fall. Wir möchten nämlich sowohl die Verlängerung der Pause nach der eben vorhandenen Zuckung, wenn die Reizung während des Stadiums der steigenden Energie geschieht, wie diejenige Verlängerung der Pause, welche bei Reizung während des erregbaren Abschnittes nach der ersten normalen Contraction sich zeigt, als möglicher Weise von derselben Ursache, wie die echte Hemmung bei tetanisirender Reizung, bedingt, auffassen.<sup>1)</sup>

Es scheint uns daher am Besten mit den Thatsachen, welche wir ueber die Thätigkeit des Venensinus ermittelt haben, sowie mit denjenigen, welche sonst ueber die typische Hemmung bekannt sind, zu uebereinstimmen, wenn wir, ebenso wie HEIDENHAIN im Vagus des Frosches zweierlei Nervenfasern, beschleunigende und hemmende, nachgewiesen hat<sup>2)</sup>, annehmen, dass im Sinus ein beschleunigendes Centrum und, wenn auch nicht ein hemmendes Centrum, jedenfalls hemmende Nervenfasern die Bewegungen desselben regeln und beherrschen.

Es erübrigt zu untersuchen, ob die von uns am Sinus gefundenen Erscheinungen unter dieser Annahme eines accelerirenden Centrums und besonderer hemmender Nerven zu erklären sind.

Wir haben schon die einfache Extrazuckung als durch directe Muskelreizung bedingt und die Acceleration sowie vielleicht auch die Doppelcontractionen als eine Folge der Reizung des accelerirenden Centrums erklärt.

Warum aber, bei der Annahme von typischen hemmenden Nerven, die von uns, als eine echte Hemmung aufgefasste Verlängerung der Pause nach einer einmaligen Reizung nicht immer sich darstellt, scheint sehr leicht dadurch erklärbar, dass nicht immer Stromesschleifen genügender Stärke die hemmenden Nervengebilde durchgesetzt haben.

Die Thatsache dass tetanisirende Reizung nur eine Beschleunigung der Schlagfolge oder eine tonische Zusammenziehung, nie aber einen wirklichen Tetanus hervorruft, ist, wie

<sup>1)</sup> Vgl. hierüber LANGENDORFF, Archiv für Anatomie und Physiologie, physiologische Abtheilung 1885; S. 284—287.

<sup>2)</sup> HEIDENHAIN, Archiv für die ges. Physiologie, Bd 27, S. 382—412; 1882.



es schon MAREY bemerkt hat, im Wesentlichen von dem refractären Abschnitt der Sinusperiode und von der langen Latenzdauer bei Reizung im Beginn des reizbaren Abschnittes bedingt. Denn ein Reiz, welcher eben im Beginn des genannten Abschnittes geschieht, ruft nur nach einer langen Latenzdauer die neue Zuckung hervor. Bis diese ihr Maximum erreicht hat, sind alle Reize, so zahlreich sie auch sein mögen, wie wenn sie gar nicht existirten; nur nach erreichtem Maximum der ersten Extrazuckung wird eine zweite erhalten, u. s. w. Die Acceleration, welche in dieser Weise, durch unmittelbare Reizung des Herzmuskels erhalten werden kann, ist aber nicht sehr stark. Unter gewissen Umständen kann man aber durch die tetanisirende Reizung eine beträchtlich stärkere Acceleration erhalten. Hierbei scheint auch das accelerirende Centrum betheiligt zu sein; denn nur in seltenen Ausnahmefällen sind wir bei unseren Versuchen einer solchen stärkeren Acceleration begegnet, und wir möchten sie herleiten daraus, dass Stromeschleifen genügender Stärke dieses Centrum durchgesetzt haben, und dann, in Folge der Einwirkung desselben auf den Sinus, dieser die ungewöhnliche Beweglichkeit erlangt hat.

Die tonische Zusammenziehung in Folge eines stärkeren Reizes ist keine für den Sinus allein charakteristische Erscheinung. KRONECKER<sup>1)</sup>, MAREY, RANVIER<sup>2)</sup> und Andere haben dieselbe an der Kammer und ENGELMANN am Bulbus gesehen; wie sie eigentlich zu erklären ist, darauf wollen wir uns hier nicht einlassen. Die Hauptsache ist, dass der Sinus in dieser Hinsicht keine Ausnahme von den uebrigen Theilen des Herzens darstellt.

Der diastolische Stillstand nach der tetanisirenden Reizung ist ganz entschieden von einer Nachwirkung der hemmenden Nerven bedingt. Derselbe zeigt uebrigens hinsichtlich ihrer Dauer sowie ihres Verschwindens nach Atropinisirung ganz dieselben Eigenthümlichkeiten wie es von der Vagusreizung längst bekannt ist. Die Acceleration, resp die tonische Zusammenziehung, werden durch die directe Muskelreizung, welche die Wirkung der hemmenden Nerven aufhebt, ausgelöst: wenn die Reizung aber vorüber ist, so stellt sich die charac-

<sup>1)</sup> KRONECKER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie als Festgabe CARL LUDWIG gewidmet. Leipzig 1875; S. 184 folg.

<sup>2)</sup> RANVIER, Leçons d'anatomie générale. Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique; Paris 1880; S. 152.

teristische Nachwirkung der hemmenden Nerven an und für sich deutlich dar.

Die Ursache des günstigen Einflusses der Reizung auf die Zuckungshöhe und die Pulsfrequenz nach der Reizung werden wir hier nicht näher untersuchen, denn ihre Bedingungen sind viel zu mannigfach, um eine bestimmte Antwort auf diese Frage zu erlauben. Denn die Reizung des Muskelsubstanz an und für sich kann diesen Erfolg haben; auch kann, wie es GASKELL nachzuweisen versucht hat<sup>1)</sup>, die Vagusreizung einen directen günstigen Einfluss auf die Ernährung und also auf die Leistungsfähigkeit der Herzens ausüben, und endlich ist es denkbar dass die accelerirenden Nervencentren dabei betheiligt sind.

Was wir aber gar nicht erklären können ist die »active Erschlaffung«, welche wir bei einigen wenigen Versuchen sowohl bei tetanisirender als bei einmaliger Reizung begegnet haben. Dieselbe ist wenigstens kein durch einen Stoss oder dergleichen entstandenes Artefact, denn die in Folge eines solchen entstehenden Eigenschwingungen unseres Manometers verliefen in einem viel schnelleren Rhythmus.

Auch die uebermaximale Zuckung, welche wir bei tetanisirender, sowie auch bei einzelner Reizung am Ende des reizbaren Abschnittes oft begegnet haben, trotz allen unseren Erklärungsversuchen, sofern sie nicht möglicherweise durch eine Thätigkeit des kleinen etwa vorhandenen Vorhofsrestes bedingt ist, obgleich dies, wie wir früher bemerkt haben, nicht ganz annehmbar erscheint, denn dann müssten doch die normalen Zuckungscurven eine unverkennbare Spur der Thätigkeit des Vorhofs zeigen, was jedoch lange nicht bei allen hierher gehörigen Versuchen der Fall gewesen ist.

Ueberblicken wir die Eigenschaften des Sinus, wie er mehr wie jeder andere Theil der Froschherzens in seinen Innervationsverhältnissen complicirt ist, wie er mit eigenthümlichen accelerirenden Nervencentren ausgerüstet ist, so scheint es, trotz allem was man dagegen eingewendet hat, doch als das vorläufig am meisten Warscheinlichste, dass, ebenso wie die Herzcontraction von dem Sinus ausgeht, sie auch in den mannigfachsten Hinsichten von ihm beeinflusst und geregelt wird.

<sup>1)</sup> GASKELL, Beiträge zur Physiologie CARL LUDWIG gewidmet. Leipzig 1887; S. 114—131.

## Erklärung der Tafeln.

### Taf. I.

- Fig. 1. Das Manometer für den Venensinus.  
Fig. 2. Die Versuchsanordnung, um die laufende Zeit und den Augenblick sowie die Dauer der Reizung zu markiren, s. Seite 5.  
Fig. 3. Der Apparat für lokalisirte Reizung des Sinus; s. Seite 6.

### Taf. II.

- Fig. 4. Curve, welche zeigt, wie die laufende Zeit und die Reizung bei den Versuchen graphisch angegeben ist; s. Seite 6.  
Fig. 5 u. Fig. 6. Typische Contractionscurven des Venensinus; s. Seite 7.  
Fig. 7. Einsenkung auf der Höhe der Contraction, von einer secundären Erhebung, welche wahrscheinlich von einem kleinen Vorhofsreste bedingt ist, gefolgt; s. Seite 7.  
Fig. 8. Venensinus und ein grösserer Theil des Vorhofes; *a* die Contraction des Sinus, *b* die Contraction des Vorhofes; s. Seite 8.  
Fig. 9—12. Curven, welche zeigen, wie die Einsenkung während der Versuchsdauer sich allmählich ausbildet; s. Seite 8.  
Fig. 13—15. Curven, welche die Form der Contraktionen, je nachdem ein Rest des Vorhofes mitgebunden (Fig. 13), oder die Ligatur an der Grenze (Fig. 14), oder oberhalb derselben gelegt ist (Fig. 15), zeigen; s. Seite 9.  
Fig. 16—17. Diese Curven, welche zu demselben Versuch wie Fig. 5 gehören, zeigen die Wirkung von einer Perfusion. Die Curve Fig. 16 wurde unmittelbar vor, diejenige Fig. 17 gleich nach der Perfusion geschrieben (Versuch III); s. Seite 11.  
Fig. 18—19. Diese Curven zeigen ebenfalls die Wirkung einer Perfusion (Versuch XXVI); s. Seite 11.  
Fig. 20—26. Wirkung der verschiedenen Temperatur auf die Schlagfolge des Sinus (Versuch X); s. Seite 12 u. 13.  
Fig. 20. Temperatur 20° C.  
Fig. 21. Temperatur 31° C.  
Fig. 22. Temperatur 29° C.  
Fig. 23. Temperatur 27° C.  
Fig. 24. Temperatur 12° C.  
Fig. 25. Temperatur 6° C.  
Fig. 26. Temperatur 15° C.



- Fig. 27. Mittelstarke Acceleration in Folge einer tetanisirenden Reizung des Sinus (Versuch XV)<sup>1)</sup>; s. Seite 20.
- Fig. 28. D:o; Uebergang zu einer tonischen Contraction (Versuch III); s. Seite 20.
- Fig. 29 u. 30. Starke Acceleration in Folge einer tetanisirenden Reizung des Sinus (Versuch XX); s. Seite 20.
- Figg. 31—37. Hemmungserscheinungen während einer tetanisirenden Reizung des Sinus (Versuch XII); s. Seite 21.
- Fig. 38. Reizung während der Pause; die erste Wirkung ist eine Zuckung, welche grösser wie jede einzelne Zuckung ist und von der gewöhnlichen tonischen Zusammenziehung gefolgt wird; s. Seite 21.
- Figg. 39—41. Ebenso (Versuch I); s. Seite 22.
- Fig. 42—44. Reizung während der Pause; die erste Wirkung ist eine »active Erschlaffung«, welche von der gewöhnlichen Acceleration gefolgt wird; Fig. 42: Versuch XIX; Figg. 43 u. 44: Versuch XX; s. Seite 22.
- Figg. 45—51. Curven, welche die Nachwirkung stattgefundener Reizung zeigen; Fig. 45: Versuch III; Figg. 46—51: Versuch XIII; s. Seite 23.
- Fig. 52. Die Acceleration als Nachfolge der Reizung (Versuch XII); s. Seite 24.

### Taf. III.

- Fig. 53 A. Schematische Darstellung einer Periode des Venensinus, um den Augenblick derselben zu präcisiren, wo die Reizung stattgefunden hat; s. Seite 56.
- Figg. 53—57. Die Extracontraction in Folge einer einzelner Reizung, wie sie hinsichtlich ihrer Grösse von dem Augenblick der Reizung abhängig ist<sup>2)</sup>; Figg. 53—56: Versuch XXXIV; Fig. 57: Versuch XXVI; s. Seite 31.
- Figg. 58—61. Stärkere oder kleinere Acceleration in Folge einer einzelnen Reizung (Versuch XXX); s. Seite 33.
- Fig. 62. Uebergang dieser Acceleration in eine Art tonischer Contraction (Versuch XXXII); s. Seite 33.
- Figg. 63—68. Einzelne Extracontraction in Folge einer einzelnen Reizung; aus einem Versuch (XXX), wo die Reizung im Beginn der reizbaren Periode eine Acceleration auslöste; s. Seite 34 u. 35.
- Fig. 69. »Active Erschlaffung« in Folge einer einzelnen Reizung (Versuch XXXVIII); s. Seite 35.
- Fig. 70. Die günstige Wirkung einer einzelnen Reizung auf die Leistungsfähigkeit des Sinus (Versuch XXIX); s. Seite 36.
- Fig. 71. Reizung während  $\mathcal{A}_1$ ; die Wirkung davon ist eine Extrazuckung von sehr kurzer Dauer (Versuch XLVII); s. Seite 41.
- Fig. 72. Doppelcontraction bei Reizung während  $\mathcal{A}_2$  (Versuch LIV); s. Seite 42.

<sup>1)</sup> Bei allen Versuchen mit tetanisirender Reizung ist die Dauer der Reizung in den Abbildungen durch einen Klammer (—) bezeichnet.

<sup>2)</sup> Bei allen Versuchen mit einzelnen Reizen ist der Augenblick der Reizung durch eine verticale Linie, welche die Sinuscurve mit der Zeitcurve verbindet, gekennzeichnet.



- Fig. 73. Eine andere Form von Doppelcontractionen (Versuch LI); s. Seite 43.
- Fig. 74. Reizung an der Lungenvene: starke Acceleration (Versuch LI): s. Seite 44.
- Figg. 75 u. 76. Reizung an der vorderen Wand des Sinus zwischen den beiden oberen Hohlvenen; lange dauernde tonische Contraction, welche durch eine eingesetzte Reizung bei *b* (Fig. 75) aufgehoben wird (Versuch XLII); s. Seite 46.
- Fig. 77. Die Grösse der Extracontractionen in ihrer Abhängigkeit von dem Abschnitte der Sinusperiode, im dem die Reizung stattgefunden hat (Versuch LI); s. Seite 47.
-



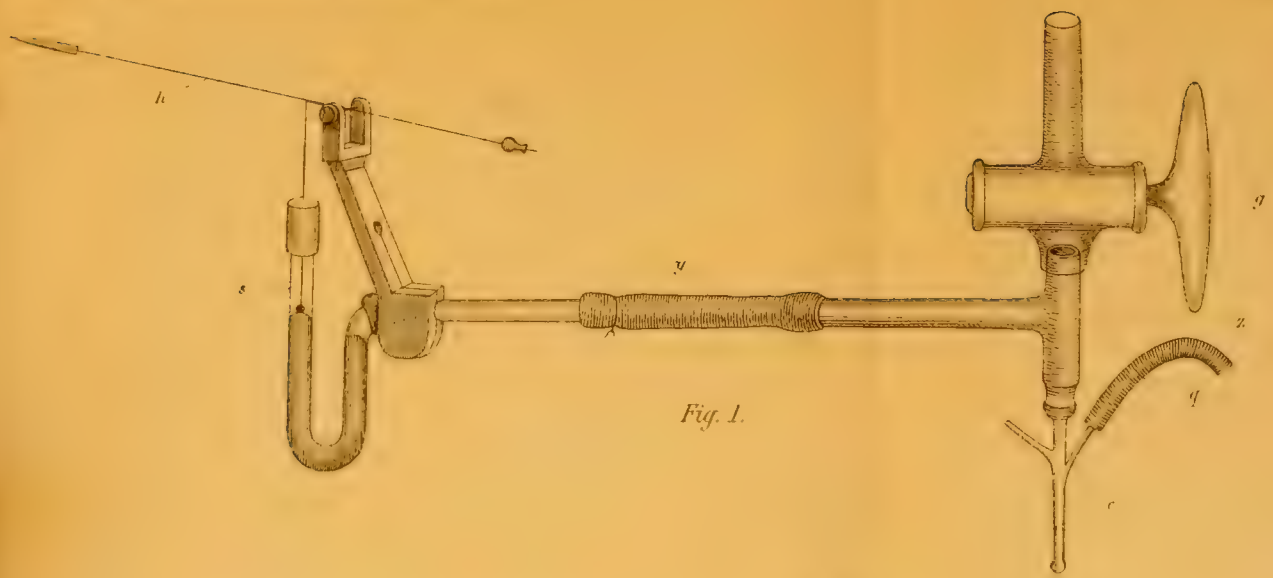


Fig. 1.

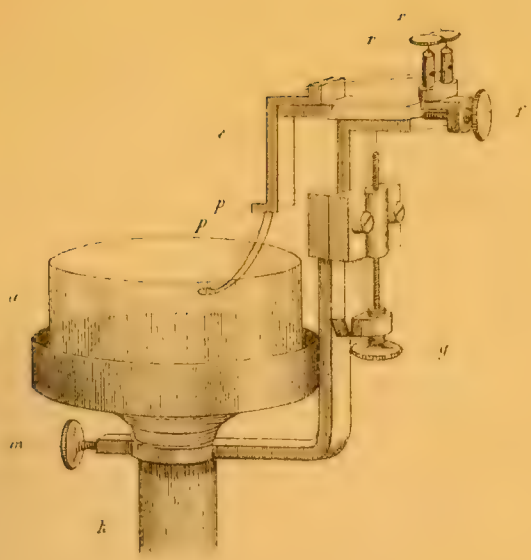


Fig. 3.

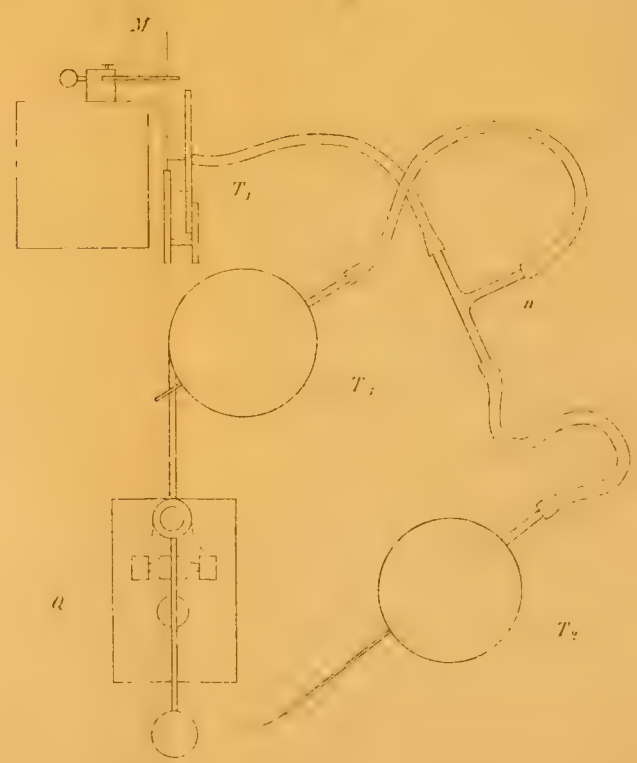
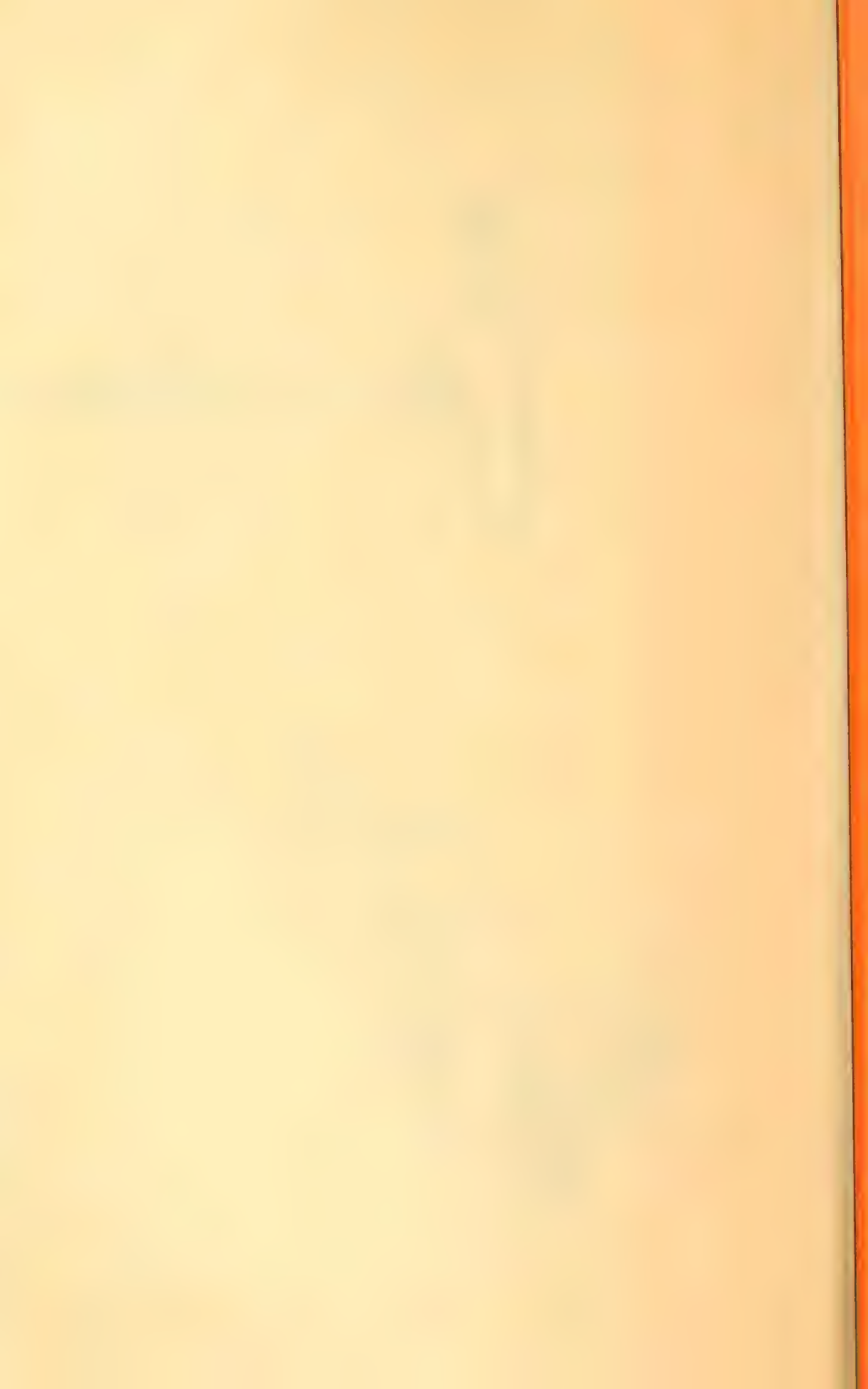
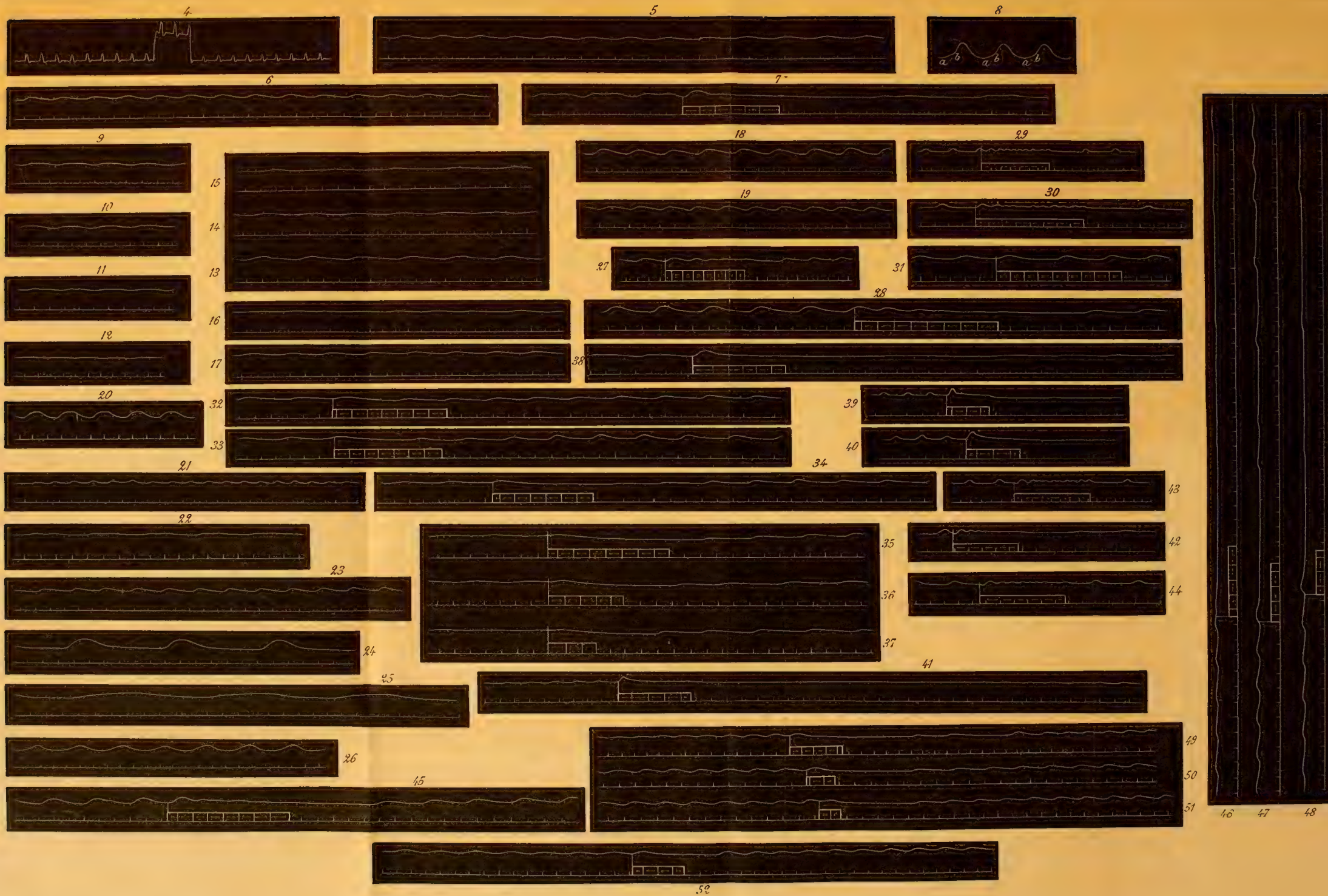


Fig. 2.

















BIDRAG TILL KÄNNEDOMEN

OM

# ACRIDIODEERNAS YTTRE MORPHOLOGI

SÄRSKILDT MED HÄNSYN TILL

DE SKANDINAVISKA FORMERNA.

AF

**BERNHARD HAIJ.**

MED 1 TAFLA.

MEDDELADT DEN 9 NOVEMBER 1887 GENOM CHR. AURIVILLIUS.



STOCKHOLM 1888.

KONGL. BOKTRYCKERIET.

P. A. NORSTEDT & SÖNER.



Till en början afsedd att utgöra en inledande del af en systematisk afhandling om Skandinaviens Acridiodeer, hvilken jag inom kort tid kommer att publicera, framträder detta arbete under formen af en särskild uppsats med sin särskilda titel. Jag har nämligen i det följande endast inlåtit mig på några vissa organisationsförhållanden, sadana nämligen, som kunna vara af större morphologiskt och biologiskt intresse och hittills ej tillräckligt uppmärksamrats, hvarför jag ansett ifrågavarande arbete ej lämpligen kunna fylla sin plats som inledning, hvilken bör innehålla en öfversigtlig framställning af organisationen i sin helhet. Acridiodeernas allmänna byggnad, såväl den inre som den yttre, är fullständigt behandlad af H. BURMEISTER (*Handbuch der Entomologie*) och H. FISCHER (*Orthoptera Europæa*), den anatomiska särskildt af LÉON DUFOUR (*Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, Hymenoptères et les Neuroptères. Mém. pr. p. div. sav. à l'Acad. Roy. des Sc. de l'Institut de France. Sc. mathém. et phys. T. VII, Paris 1841*), och hänvisar jag till deras arbeten.

### Sternum.

Sternum synes mig vara en af de mest egendomliga och karaktäristiska bildningarne i Acridiodeernas hela organisation, en bildning, som vid ett mera flygtigt betraktande ter sig temligen isolerad och nästan utan anknytningspunkter hos andra Orthopterer. Vi observera först och främst den anmärkningsvärda bredd, sternalpartiet äger. Det är emellertid egent-

ligen endast meso- och metasternalsegmenten, som synas hafva ernatt en så betydlig utbildning och förenat sig till det mycket breda bröstpartiet. Härigenom hafva också hithörande extremiteter blifvit starkt lateralt förskjutna, skilda af det breda pectus. Granska vi det sistnämnda, så se vi, att gränsen mellan meso- och metasternum liksom mellan det senare och abdomen är utmärkt af en högst egendomlig tvärsöm. Metasterni midtelparti skjuter nämligen som en kil in uti mesosternum och åtskiljer således hos detta tvänne bakåtriktade flikar (*lobi*). På samma sätt skjuter det första abdominalsegmentets ventralparti in uti metasternum och skiljer här två lober åt (se fig. 10 *me*, *m'e*, *d*).

Jag har icke sett något försök att morphologiskt förklara denna högst komplicerade sternalform. Vill man göra detta till sin uppgift, så har man, såsom det synes mig, att gå tillbaka till en del *Locustina*, från hvilkas sternalform man torde kunna härleda den förra. Vi veta, att hos flere *Locustina* thoracalsegmentens sternaldelar bära pariga bihang (*spinæ* eller *processus sternales*). Hos vissa släkten (*Locusta*, *Xiphidium* m. fl.) finner man trenne sådana par (ett på hvarje segment), af hvilka prothoracalsegmentets bildar två långa och smala koniska taggar. Andra (*Decticus* m. fl.) sakna utskotten på prosternum, hvaremot dessa på meso- och metasternum äro väl utvecklade och bilda skiflikt utbredda flikar (*b*, *c* fig. 11).

Betrakta vi nu *Acridiodea*, så finna vi, att de prosternala processerna helt och hållet saknas eller också representeras af ett oparigt mediant koniskt utskott, såsom hos *Acridium*, *Pezotettix* m. fl. De meso- och metasternala synas totalt saknas hos alla *Acridiodeer*, då det breda bröstpartiet är slätt och utan utskjutande bihang.

Jämföra vi emellertid närmare *Acridiodeernas* meso-metasternum med *Locustinernas* (jämf. figg. 10 och 11), så kunna vi lätt iakttaga vissa öfverensstämmelser, om också olikheterna äro betydliga. Vi se, att hos *Locustina* det första abdominalsegmentet (*d*, fig. 11) skjuter vinkelformigt in mellan de båda metasternala utskotten (*ce*) alldeles på samma sätt, som det hos *Acridiodea* skjuter in i metasternum och åtskiljer dess båda *lobi* (*d*, *ce* fig. 10). Äfven skjuter metasternum in mellan *processus mesosternales* a ena sidan (*e*, *bb* fig. 11) på liknande sätt, som det a andra sidan tränger sig in i mesosternum och skiljer dettas *lobi* åt (*e*, *dd* fig. 10). Det synes mig



vara ganska plausibelt, att *Locustinernas* processus (lobi) meso- et metasternales och *Acerididernas* lobi sternales äro homologa bildningar (*b, c* fig. 10 = *b, c* fig. 11). Processus sternales förefinnas alltså typiskt hos *Aceridiodea*, ehuru de ej presentera sig som verkliga utskott. De hafva i enlighet härmed endast undergått den förändringen, att de lagt sig omedelbart intill det öfriga sternalpartiet och smält tillsammans med närliggande delar samt på detta sätt gifvit upphof åt den egen- domliga och komplicerade byggnad, som utmärker *Aceridiodeernas* meso- och metasternalparti. *Locustinernas* fria och sjelfständiga processus meso- et metasternales hafva hos *Aceridiodeerna* smält tillsammans sinsemellan och med de öfriga sternaldelarne till ett orörligt och fast pectoralt pansar.

Söka vi härefter gifva en förklaring åt en sådan differentiering, så synes det mig, att densamma står i direkt sam- band med bakbenens enormt starka utveckling hos *Aceridiodea*. Differentieringen afser tydligen att gifva sternalpartiet största möjliga fasthet och styrka, att bilda ett kraftigt stöd åt de starka hoppfötterna. *Aceridiodeernas* hela organisation visar sig i viss mån stå i korrelation till den starka utbildningen af hoppfötterna, och gäller detta i all symmerhet och i första hand om meso- och metasternum.

### Vingarnes formförhållanden.

Vingarne förete inom *Aceridiodea*, liksom inom *Locustina*, olika gradationer af utveckling. Salunda finner man former, som äro alldeles vinglösa, andra, hos hvilka vingarne äro ytterst rudimentära, andra åter, der dessa äro något mera utbildade, och slutligen sådana, som äga starkt utvecklade vingar. Det är bekant, att alla orthopterer, äfven de med starka vingar, framträda ur ägget alldeles vinglösa; snart anläggas de högst rudimentära vingarne, hvilka för hvarje hudömsning blifva större, tills de erhållit sin definitiva storlek och form hos det fullbildade djuret (de s. k. larv- och puppstadierna). Vi se således, att de med starka vingar utrustade arterna under sin ontogenetiska utveckling genomlöpa stadier, som synas vara fullständigt parallela med förutnämnda permanenta former. Då detta är förhållandet, torde man vara benägen för det antagandet, att de vinglösa och de med rudimentära vingar för-

sedda Acridiodeerna voro lägre, i fortskridande utveckling stadda former, som i afseende på vingarne ej hunnit öfver larv- eller puppstadiet. Så synas de mig likväl icke böra uppfattas. Tvärtom anser jag det vara mera sannolikt, att de kortvingade formerna förutsätta de langvingade, att de förra äro sekundära, de senare primära. De kortvingade äro former, hvilkas vingar i mer eller mindre grad atrofierats, iföljd deraf att de så småningom afvants från att fungera. Hos de kortvingade Acridiodeerna äro oftast hoppfötterna så mycket starkare utbildade, således kompenserande vingarne.

I samband med en sådan uppfattning torde det slag af *dimorphismus*, som möter oss inom Acridioidea, väl lata förklara sig. De flesta kortvingade arter (nästan *endast* kortvingade) äro dimorpha. Man har nämligen undantagsvis af dem påträffat individ, som äga starkt utvecklade vingar<sup>1)</sup> (forma macroptera STÅL). I detta särdeles interessanta förhållande<sup>2)</sup> se vi en disposition för att återgå till den typiska och primära formen, en reagerande sträfvan hos organen att behålla sin ursprungliga potentialitet. Den kortvingade formen (forma brachyptera STÅL) har hos arten ej hunnit så starkt fixera sig, att icke en återgång till den mer primära forma macroptera emellanat, om också i sällsynta fall, inträder. Utan tvifvel spela klimatförhållanden en viss rol i afseende på denna dimorphismus, sasom J. SAHLBERG (Bidrag till kännedomen om Finlands Dimorpha Insekt-arter) redan påpekat. Denne författare anser det vara troligt, att de kortvingade dimorpha arterna i varmare klimat oftare förekomma under den langvingade formen än uti kallare. I sydligare trakter skulle således den kortvingade formen ej vara fullt så resistent som i de nordliga, d. v. s. under inflytandet af varmare klimat och gynnsammare livsvilkor i allmänhet hafva jämförelsevis lättare för att återgå till den ursprungligt normala, mera yppiga formen.

<sup>1)</sup> Hänvisas till FISCHER, H. Ueber unvollkommene Flügelbildung bei den Orthopteren (Stettin. Ent. Zeit. XIII, 1852, s. 15) och till SIEBOLD's Zusätze zu FISCHER's Aufsatz über die unvollkommene Flügelbildung bei den Orthopteren (Ibidem s. 24).

<sup>2)</sup> En sådan dimorphism förekommer äfven bland de kortvingade Locustinerna och äger inom Hemiptera, som bekant, en vida större utbredning.

## Sekundära sexualkaraktärer.

Sekundära sexualkaraktärer möta vi af mangfaldig art hos Acridiodea, då könen förete ganska betydliga yttre olikheter. Här kommer jag endast att taga i betraktande tvänne slag, hvilka förut ej tillräckligt beaktats.

### 1. Hanliga (Stridulationsorgan).

Liksom inom Locustina och Gryllina finner man stridulationsförmågan allmänt utbredd äfven inom Acridiodea. Ljudet frambringas dock hos dessa på ett helt annat sätt än hos de förstnämnda. Hos Locustiner och Grylliner åstadkommes det, som bekant, genom en lokal friktion mellan elytra. Ett bestämdt ställe af vingen har i afpassning härefter starkt modifierats och differentierat sig till ett specifikt stridulationsorgan, en s. k. *area stridens*, hvilken hos Locustinerna ligger nära inre randen af täckvingen och omedelbart vid basen. Vi veta, att det företrädesvis blott är hannen, som frambringar ljud och äger ett särskildt ljudorgan, hvarför detta är att betrakta som en hanlig sekundär sexualkaraktär.

Hos Acridiodeerna, der stridulationen, som bekant, i allmänhet åstadkommes genom baklärans friktion mot täckvingarne, finner man äfvenledes en särskildt differentierad *area stridens*, som utgöres af ett för stridulationen på ett eller annat sätt modifieradt vingfält. Den förändring, som träffat vingfältet, består antingen deruti, att dess »nerv» blifvit utrustade med små, fina tuberkler (*Steteophyma grossum*), eller deruti, att fältet endast erhållit större utsträckning, och dess tvärnerv blifvit mera regelbundna, starkare och mera upphöjda (*Stenobothrus*). I sistnämnda fall är baklärans insida väpnad med en rad af fina tuberkler, som till sitt utseende öfverensstämma med dem på vingådrorna i *area stridens* hos *Steteophyma grossum* och kompensera dessa.

*Area stridens* är hos olika arter af Acridiodea förlagd till olika vingfält, och uppkomma härigenom väsendtliga olikheter i stridulationens art och styrka. Aldrig ligger stridulationsarean nära inre randen af vingen, utan är det i allmänhet diskfältet eller subcostalfältet, som härtill modifierats.



Hos en del arter (*Stet. grossum*, *Gomph. biguttatus*) fungerar diskfältet företrädesvis som area stridens, och har det i samband härmed erhållit en jämförelsevis stark utveckling och starka tvärnerver, under det att subcostalfältet är svagt utbildadt, försedt med svagare, ofta mera oregelbundna tvärnerver (*a. d*, *a. su* fig. 2). Hos andra åter (*Sten. bicolor*, *biguttulus*, *dorsatus*, *rufus* m. fl.) är det subcostalfältet, som i främsta rummet synes hafva öfvertagit rolen af area stridens, hvarför det förra är starkt utbildadt, då deremot diskfältet är jämförelsevis svagt (fig. 3). Hos *Sten. biguttulus* L., CHARP. bidrager äfven första radialfältet till bildningen af area stridens, och företer detsamma också en ovanlig hög grad af utbildning (*a. su*, *a. ra* fig. 3), i jämförelse med hvad förhållandet är hos den mycket närstående *Sten. bicolor*. Hos några arter (*Sten. melanopterus*, *apricarius*) finner man tvänne starkt utpräglade area stridentes, den ena bildad af det utomordentligt breda diskfältet, den andra af det starkt dilaterade subcostalfältet, båda med starkt upphöjda tvärnerver (*a. d*, *a. su* fig. 1). Dessa arter utmärka sig också genom den starkaste stridulationen. Hos *Sten. elegans* CHARP., som står mycket nära *Sten. dorsatus* ZETT., möta vi det ovanliga förhållandet, att egenkapen af area stridens synes hafva öfverflyttats från area subcostalis till area radialis posterior (dess distala parti). I sammanhang härmed har också, såsom jag utan undantag funnit hos alla exemplar jag undersökt, area subcostalis undergått en relativt ganska betydlig reduktion, i det den är smal och försedd med svaga tvärnerver, då deremot area radialis posterior erhållit en så mycket starkare utveckling, vidgar sig distalt högst betydligt och äger här starka tvärnerver (fig. 4 *a. rp*, *a. su*). Jemför vidare å figg. 3 och 4 *a. su*.

De former, som äga mycket rudimentära vingar, sakna i allmänhet stridulationsförmågan och area stridens, då denna typiskt är förlagd till täckvingarne. Eremobidæ göra så tillvida undantag härifrån, som äfven hithörande kortvingade former enligt KRAUSS verkligen lära åstadkomma ljud. Men detta frambringas ej genom baklårens friktion mot de rudimentära elytra utan mot andra abdominalsegmentet, hvilket på hvardera sidan bär en oval, skroflig yta (KRAUSS, II. Die Orthopteren-Fauna Istriens, Sitzungsber. der k. Akademie der Wissenschaften Bd. LXXVIII. 1878). Area stridens skulle i



enlighet härmed hafva öfverflyttats till första abdominalsegmentet.<sup>1)</sup>

## 2. Honlig sekundär sexualkaraktär.

Det är en känd sak, att *Acridiodeernas* färg i allmänhet står i öfverensstämmelse med och väl afpassat sig efter de lokaliteter, på hvilka arten uppehåller sig, så att de former, som välja gräsrika, bördiga ställen, antagit den gröna färgen, de, som förekomma på sterila, bergiga lokaler, erhållit en deremot svarande brun- eller gråaktig färg o. s. v.

Ett noggrannt studium af dessa djur visar å andra sidan, att honan i allmänhet företer de talrikaste färgvarieteterna, och torde man som en allmän regel kunna uppställa, att färgteckningen hos honan mer utmärker sig genom liflighet och variation än hos hannen.

Här vill jag särskildt fästa mig vid *en* egendomlighet i honans färgteckning, hvars betydelse man hittills alldeles förbisett. Man iakttagar nämligen hos honan (aldrig hos hannen) af en del arter af *Stenobothrus* och *Gomphocerus*, att elytra i area subcostalis emellanåt bära en hvit eller gulhvīt upphöjd längslinie, hvilken bjert afsticker mot vingens grundfärg. Kasta vi en blick på literaturen, så finna vi visserligen denna linie i förbigående omnämnd för en eller annan art, något, som man ej heller gerna kunnat undgå, då den är en bildning, som man ganska ofta möter. Man har likväl ej lagt den ringaste vikt vid densamma, än mindre gjort något försök att gifva en förklaring åt dess uppträdande. För min del anser jag emellertid icke, att den är en bildning utan all vikt, tvärtom synes den mig särskildt hos vissa arter äga en ganska stor betydelse i biologiskt hänseende. Jag benämner linien på grund af dess läge i främre randen af vingen *linea marginalis*.

*Linea marginalis* har jag funnit hos nästan alla våra *Stenobothrus*-arter och hos *Gomphocerus biguttatus* CHARP. Hos det stora flertalet möter oss densamma som en mera tillfällig, om också ej synnerligen sällsynt återkommande bildning. Sådant är förhållandet med *Stenobothrus parallelus*, *viridulus*,

<sup>1)</sup> Detta torde emellertid behöfva närmare undersökas. BRUNNER v. WATTENWYL antager, att den skrofliga ytan på andra abdominalsegmentet möjligen kan äga en annan betydelse.

*rufipes*, *bicolor* CHARP., *biguttulus*, *melanopterus*, *Gomphocerus biguttatus* CHARP. Hos *Sten. biguttulus* L. (CHARP.) är linien ytterst allmänt, nästan normalt förekommande. Hos *Sten. elegans* CHARP. åter uppträder den fullt normal.<sup>1)</sup> Aldrig har jag funnit någon hona af denna art som saknat linien. Denna har här fixerat sig till en typisk och för arten utmärkande karaktär och markerar sig så mycket skarpare, som den baktill nästan alltid begränsas af en svart långslinie.

Hos de förstnämnda arterna finna vi således blott en mer eller mindre stark tendens till utbildning af en linea marginalis, en begynnande, obeständig differentiering. Hos *Sten. elegans* CHARP. och *lineatus* PANZ. har differentieringen blifvit fullständigt genomförd och stadgat sig till en konstant karaktär.

Fråga vi nu efter, hvad för en biologisk betydelse linea marginalis äger, så synes mig svaret ligga nära till hands. Den afser tydligen att vara ett igenkänningsmärke på honan, hvarigenom hon lättare observeras och således lättare kan uppsökas af hannen. Den är i viss man en *honlig sekundär sexualkaraktär*, som äger en liknande betydelse för artens fortplantning och bestånd som hannens stridulationsorgan.

### Det yttre hörselorganet.

Det yttre hörselorganet är hos Acridiodea, som bekant, parigt och har sitt läge på sidan af första abdominalsegmentet. I sin enklaste och mest primära form ter det sig blott och bart som en lokal förtunning af integumentet omedelbart bakom och omkring första abdominalstigmat. Det förtunnade stället presenterar sig som en halft genomskinlig membran, bildande en trumhinna (membrana tympani). Denna ligger emellertid icke helt och hållet infattad i abdominalsegmentet, äfven thoracalregionen bidrager till bildningen af dess circumferens. Framtill, ofvan och baktill är den visserligen omgifven af abdominalpartiet, på undre sidan deremot begränsas den af bakre delen af epimerum metathoracis. Sådan är den allmänna formen för det yttre hörselorganet hos alla

<sup>1)</sup> Äfven hos *Stenobothrus lineatus* PANZ. är linea marginalis karaktäristisk.

larver och puppor<sup>1)</sup>, som jag varit i tillfälle att i detta afseende undersöka.

Somliga Acridiodformer (*Pezotettix*) kunna beträffande yttre hörselorganets byggnad anses hafva stannat på larv- eller puppstadiet, och ligger således trumhinnan blottad i integumentets omedelbara niva (fig. 5). Endast har membrana tympani blifvit mera glänsande och elastisk, och dess främre begränsning har fått ett egendomligt utseende, hvilket återfinnes hos alla utvecklade former. Abdominalsegmentet bildar nämligen på detta ställe en hakformig process, hvars spets är riktad nedat. Vi benämna den *hamulus* (figg. 5—9 *ha*). Denna bär en midtelfara, som begränsas af tvänne nedat konvergerande lister.

Andra Acridiodformer hafva mer eller mindre aflägsnat sig från det primära stadiet, och bestar differentieringen deruti, att trumhinnan sänkt sig under integumentets nivå. På detta sätt uppkommer en s. k. »trumhåla» (*tympanum*), hvars botten bildas af trumhinnan. Vi iakttaga detta exempelvis hos *Pachytylus stridulus* (fig. 6). Här ligger hela membrana tympani blottad och synlig i botten af trumhalan. Den sistnämnda begränsas uppat, framat och bakat af en upphöjd list af den abdominala hudbetäckningen, en *annulus tympanicus*, (f. fig. 6). Jag benämner denna form *tympanum apertum*. Hos andra Acridiodea åter finner man, att differentieringen hunnit ännu längre. Det abdominala integumentet viker sig öfver trumhalan, sträfvat att bilda ett tak öfver denna och på detta sätt mer eller mindre fullständigt dölja trumhinnan utifrån. Man kan säga, att *annulus tympanicus* förändrats till en »bulla tympanica».

Vi kunna lämpligen kalla denna form *tympanum fornicatum*<sup>2)</sup>. I samma mån som det integumentala vecket blir större, blir också naturligtvis trumhalans öppning utåt (*meatus auditorius*) förträngd. Denna förträngning försiggår emellertid äfven på ett annat sätt. Den del af *epimerum metathoracis*, som utgör trumhalans undre begränsning, skickar nämligen en

<sup>1)</sup> Hos de längst utvecklade pupporna märker man en svag tendens att öfvergå till det definitiva stadiet.

<sup>2)</sup> BRUNNER v. WATTENWYL, C. (Ueber die äusseren Gehörorgane der Orthoptera. Verhandl. der Kaiserl. Königl. Zool.-botan. Gesellsch. in Wien. Bd. 24, 1874) urskilde 3 olika former för det yttre hörselorganet hos Acridiodea: *tympanum apertum*, t. *fornicatum* och t. *clausum*, hvilka benämningar jag här accepterat, ehuru jag åt dem gifvit en något afvikande betydelse.



mer eller mindre starkt utvecklad ofta hårbärande process eller flik inuti sjelfva öronöppningen (figg. 8 och 9 *tr*). Vi benämna detta utskott »*tragus*», som hos vissa former kan vara så starkt, att det bildar ett lock för öronöppningen (fig. 7).

Af tympanum fornicatum kan man särskilja tvänne ganska väl utmärkta modifikationer. Hos den ena, som ansluter sig till mer primära former, är öronöppningen vid och *tragus* mycket svagt utbildad, högst obetydligt inskjutande bakom abdominalsegmentets hamulus (*tympanum semiapertum*) fig. 8. Den andra representerar den längst genomförda differentieringen och utmärkes derigenom, att meatus auditorius är betydligt trängre, presenterande sig som en snedställd springa, och *tragus* starkt utvecklad, inskjutande ett godt stycke bakom hamulus (*tympanum clausum*) fig. 9.

Slutligen fäster jag uppmärksamheten på en form af det yttre hörselorganet, hvilken kan anses stå midt emellan tympanum apertum och t. clausum. Det tympanala vecket (*fornix*) är jemförelsevis mycket svagt och döljer en obetydligare del af trumhinnan, under det att *tragus* deremot nått en enorm utbildning, skjuter djupt in i öronöppningen, som derigenom får en nästan hästskolik form, och bildar liksom ett ofullständig lock för trumhålan (fig. 7 *tr, f*). En sådan trumhåla må vi kalla *tympanum operculatum* (fig. 7).

Hos Tettigiderna i allmänhet finner man såsom utmärkande, att det yttre hörselorganet underkastats en mer eller mindre fullständig reduktion. Hos sl. *Tettix* har denna differentiering nått sitt slut, i det hörselorganet här alldeles utplånats.



## Figurförklaring.

- Fig. 1. Venstra täckvingen af *Stenobothrus melanopterus* v. BORCK (♂).  
 » 2. Venstra täckvingen af *Gomphocerus biguttatus* CHARP. (♂).  
 » 3. Densamma af *Stenobothrus biguttulus* L. (♂).  
 » 4. Densamma af *Stenobothrus elegans* CHARP. (♂).

På dessa figurer beteckna:

- ac.*    *area costalis*;  
*a. su.*    »    *subcostalis*;  
*a. ra.*    »    *radialis anterior*;  
*a. rp.*    »    »    *posterior*;  
*a. d.*    »    *discoidalis*.

- Fig. 5. Yttre hörselorganet af *Pezotettix pedestris* L. (♀).  
 » 6. Detsamma af *Pachytylus stridulus* L. (♂).  
 » 7. Detsamma af *Pachytylus migratorius* L. (♀).  
 » 8. Detsamma af *Stenobothrus parallelus* ZETT. (♀).  
 » 9. Detsamma af *Stenobothrus bicolor* CHARP. (♀).  
 » 10. Sternalpartiet af *Pezotettix pedestris* L. (♂).  
 » 11. Detsamma af *Decticus verrucivorus* L.

På figurerna 5—11 beteckna:

- ha.* *hamulus*;  
*st.* *tympanalstigma*;  
*m.* *membrana tympani*;  
*p.* *kitinprocess på membrana tympani*;

- f.*    *tympanalvecket (fornix);*
- tr.*   *tragus;*
- pr.*   *prosternum;*
- me.*   *mesosternum;*
- m'e.*   *metasternum;*
- a.*    *prosternalutskottet;*
- e.*    parti af metasternum, som skjuter in i mesosternum.
- d.*    första abdominalsegmentets i metasternum inskjutande parti.

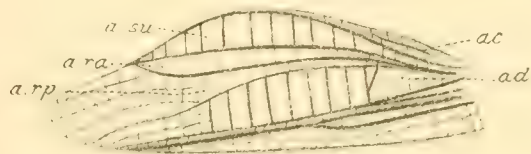


Fig 1

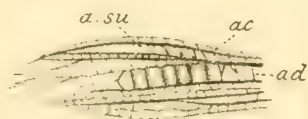


Fig. 2.

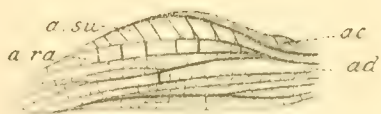


Fig 3

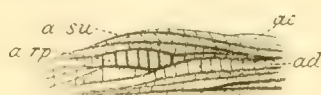


Fig 4

Fig. 5.

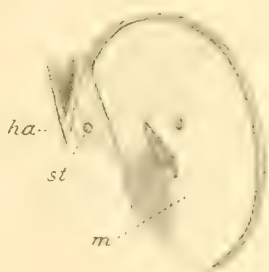


Fig. 6

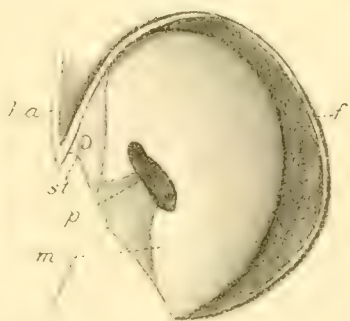


Fig. 7.

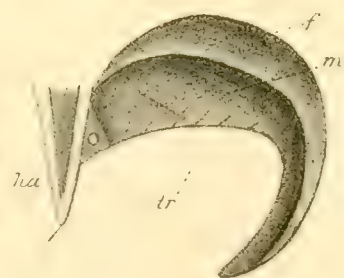


Fig. 8.

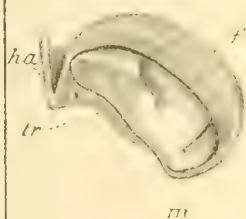


Fig. 9

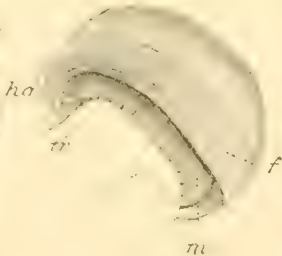


Fig 10

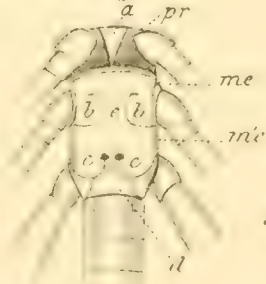


Fig. 11.







ON

A RECENT FORM OF THE

# ECHINOCONIDÆ

BY

SVEN LOVÉN.

WITH TWO PLATES.

COMMUNICATED TO THE R. SWEDISH ACADEMY OF SCIENCES  
DECEMBER 14 1887.



Among the collections made in the Carribbean Sea and sent home to the Swedish State Museum twenty years ago by Dr AXEL GOËS, Medical Officer at the then Swedish possession St. Barthelemy, there was found adhering to the root-filaments of a dried Sponge the test of a minute Echinoid of peculiar aspect. It had, unfortunately, long been dead, and was not a little defective, so much so indeed as to make me dubious, not of its general affinities, but with regard to the propriety of attempting its description at a time when living and complete specimens might be expected soon to turn up from the depths of the Westindian Seas, then subject to most energetic exploration. So I simply mentioned its existence, as *Pygaster relictus*<sup>1)</sup>. The little thing, however, seems to have escaped capture, and now I ought not to delay any longer describing it, and making out its affinities as far as its defective state permits.

The dimensions of the specimen are: length 3,5 mm.; breadth 3,41 mm.; height 2,16 mm. The ambitus, *Pl. 1, fig. 1, 2*, is sub-pentagonal, the ambulacra forming the five obtuse angles, the interradia the faintly convex sides. The breadth is 0,97 of the length. The height is great in proportion, being 0,62 of the length. The forepart is somewhat higher than the hind part. The flanks are rounded. On the moderately convex underside the stoma, slightly entering, is central and circular; its diameter is 0,29 of the total length.

On the dorsal side the test has been broken, and important parts are lost, but it appears that the place of the calycinal system has been opposite to the stoma, and the periproct posterior.

The peristome, *fig. 4, 5*, is made up of the five ambulacra and the five interradia. The sutures of the plates are to be distinguished only when seen from the interior, *fig. 2, 5*.

---

<sup>1)</sup> Études sur les Echinoïdées, p. 79, note.

Each ambulacrum begins in the peristome with both its first plates, *Pl. 1, fig. 2, 5*. Of each of these the one half that bears the pore is free, more than twice as long as it is broad, and slightly expanding aborally. In the *I a, II a, III b, IV a, V b* it is longer than in the *I b, II b, III a, IV b, V a*, in conformity with the general Echinoidean formula. These first ambulacrals are followed by an uninterrupted double series of simple and depressed plates, twice to thrice as broad as they are long, which attain their greatest breadth at the ambitus, and from thence are regularly contracting up to the calyx, being there slightly sunk, *fig. 6*. The geminous pores, single even in the large peristomal plates, then follow closely one upon another, and thus form a simple, straight, slightly impressed series from the peristome to the calyx. The peripodia, *fig. 4, 7, 10*, are sunk, oblong, contracting inwards; the external perforation is round, the inner one a slit, confluent with it and apparently without any septum; near the peristome it is directed almost adorally, then diagonally, and at the ambitus and upwards nearly transversely. The outer lateral halves of the two peristomal ambulacrals each of them support an auricle, *fig. 2, 5, \*, \*\**, presenting a longitudinal, slightly convex surface, low and rather narrow at the peristome, gradually rising and expanding aborally, its prominent free extremity reaching as far as up to the third or fourth plate. Each auricle diverges a little aborally from that of the other plate, and overhangs laterally the adjoining interradium, so as to produce the appearance of belonging to it. In the specimen the auricles of *I b, IV a* and *V a* have fallen off, and have left their bases alone remaining, *fig. 5 \*\**.

The peristomal margin has the appearance of being double, *fig. 7, 4*, and to consist of an interior, faintly prominent lip, and another exterior somewhat retreating. The former, which cannot be seen as shown in *fig. 7* unless in a strongly leaning position of the stoma, is thin, and presents in each ambulacrum two deep and narrow incisions which, when seen from the interior, *fig. 5*, appear as mere linear cuts just outside the auricles. The exterior lip is tumid, especially at each ambulacrum, from two ovate, transverse, contiguous protuberances, *fig. 7*. Just behind these, in the middle, a circular hollow indicates the former existence of a spherid now lost, the position of which is marked by a very minute tubercle



placed on the adoral slope. Of one of these hollows the *fig. 7* gives a correct representation; in the *fig. 1* they are purposely too strongly marked.

The interradia enter into the peristome, as it appears, each with a single plate. Thus it is assuredly in the 1, 2, 3, 4, and thus also, I believe, in the posterior interradium, 5, which, however, sometimes seemed dimly to show a trace of a median dividing suture, a dubious trait which I have thought it right to mention. The peristomal plate is followed as usual by the double series of interradials.

The spines are all lost. Their tubercles are of a fair size and present a rather large scrobicule, a crenulated cone, and a perforated mamelon, *fig. 8*. In the ambulacra there are two lateral rows of primary tubercles, in the interradia likewise, with two middle series, short and alternating, added near the ambitus. The first interradial tubercle is sub-median and placed on the peristomal slope. The interradial tubercles are but slightly larger than the ambulacral.

In the ambulacra as well as in the interradia the space between the tubercles is densely crowded with mostly ovoidal, rarely circular, oftener irregular, occasionally confluent protuberances of a striking aspect, *fig. 6, 7, 8, 9, 10*. At the peristome each ambulacrum, as said above, has a pair of them larger than the rest and joining together from either side just under the spherid, on the middle of the external margin, *fig. 4, 7*. Under the microscope they are all of them glossy and covered with regularly disposed extremely delicate punctures, *fig. 7, 9, 10*. They are epistomal protuberances, such as are seen under some form or other, in perhaps all Echinoids, as I have attempted to show <sup>1)</sup>.

The calycinal system is lost, *fig. 2, 3*, and with it the adjoining parts of the ambulacra I, III, IV and V, and the interradia 1, 2, 3, 4. The ambulacrum II alone terminates dorsally with a minute incision that seems to mark the site of the lost radial II of the calyx. Of the III a small part is lost, and more of the IV. Of the bivium, I and V, a considerable portion is destroyed. If the lines of its poriferous zones are drawn out to their endings, these seem to have fallen in with the corresponding radials at some little distance from

<sup>1)</sup> On the Echinoidea described by LINNÆUS, Bihang till Sv. Vet. Akad. Handlingar, XIII.

the trivium. Of the posterior interradium, 5, much is gone, but it presents a deep and broad emargination, the margin of which has all the appearance of being the unhurt hinder portion of the periproct, the large opening of which in the living animal was covered over with the anal membrane.

The features thus detailed: the central stoma provided with internal auricles for supporting a dental apparatus; the excentric posterior periproct; the simple and straight zones of pores; the perforate and crenulate tubercles, all point towards that oldest group of neonomous Echinoidea, the Echinoconidæ, and among these, by more than one trait, towards the genus *Pygaster* AGASSIZ.

The ambitus is sub-pentagonal, not distinctly so, as in most of the larger *Pygasters*, for instance the *P. Morrisi* WRIGHT<sup>1)</sup>, the punctuated outlines of which surround the *fig.* 1 and 2, but plainly enough to be observed at the first glance, and not much less so than in certain middle-sized or smaller species, as the *P. Gresslyi* DESOR or *P. laganoides* AGASSIZ<sup>2)</sup>. Owing to the loss of a part of the calyceinal region the relation of the central height of the test to its length is not to be made out exactly, but may be assumed to have been at least as 0,62. This is a greater proportion than that generally observed in *Pygasters*, in which the mean relation of the height to the length seems not much to exceed 0,5. The dorsal convexity is in no wise sub-conical, but presents a conspicuous gibbousness in its anterior portion, thus reminding of the *Pygaster umbrella* AG.<sup>3)</sup> and *P. Gresslyi* DES., and of the genera *Galeropygus* and *Hyboclypeus* among the Echinoidea. The flanks are more regularly rounded, and the ventral surface is not approaching to flatness as in most *Pygasters*, but sub-pulvinate as in the *P. Gresslyi*.

The external aspect of the stoma and the peristomal region, *Pl.* 1, *fig.* 4, 5, 7, is not a little different from that of the same parts in species of *Pygaster*, at least as far as I can judge from the specimens at hand of the *P. semisulcatus* PHILLIPS, *Pl.* 2, *fig.* 11. In this species the first three ambulacral plates of each series are strongly depressed and united so as

<sup>1)</sup> Brit. Ool. Echinod., t. XX, f. 1.

<sup>2)</sup> COTTEAU, Pal. Franc., Jura, p. 485, pl. 131—133; p. 467, pl. 122, f. 1—5.

<sup>3)</sup> Ibidem p. 474, pl. 125.

to form a single compound plate bearing three pores; in the recent Echinoconid the peristomal plates of the ambulacra are simple, very large, and have each of them only a single pore. In the same manner the interradia of the recent form enter into the peristome with very large single plates, while in the *Pygaster semisulcatus* each interradium begins in the peristome with a single, minute, median plate, *Pl. 2, fig. 12*<sup>1)</sup>.

These are great differences in the external features. Internally the disposition of the peristomal parts accords better. The *fig. 12, 13, Pl. 2*, represent these parts in the *Pygaster semisulcatus* after the filling mass has been removed. It is then seen that in every ambulacrum, while the poriferous zones converge, the five or six first, short, peristomal plates expand laterally and at the same time become gradually heightened so as to form by their succession two ridges, rising adorally and terminating each with a slightly concave surface rather steeply sloping towards the peristome. The two ridges are not parallel, but slightly divergent aborally. This structure is comparable to the auricles of the recent form, *fig. 2, 5*, in every ambulacrum a pair of them, the upper surface of which, rising aborally, answers to the surface sloping adorally in the *Pygaster*. I think I find a structure like this to subsist also in *Holotypus*, and to be clearly indicated in the impression of a peristome described and figured by COTTEAU<sup>2)</sup>. But most distinctly it is shown by the description and figure given by this author of a flint mould of the *Pileus hemisphaericus* DESOR<sup>3)</sup>. Near the peristome there are in each ambulacrum »two impressions, long, narrow and very deep, left by the strongly developed auricles that supported the dental apparatus». Nothing can be more nearly similar to the structures described above. The ambulacra present a contracted middle part, with the zones converging, and expand laterally, thus enclosing the empty hollows on the walls of which the impressions of their plates are seen to descend continuously, representing by their succession the auricular ridges that once filled them. They diverge aborally. Though evidently belonging to the ambulacra, owing to the expansion of these they had the ap-

<sup>1)</sup> Compare *Holotypus depressus* COTT., in my *Etudes s. l. Ech.*, Pl. XIV, fig. 124.

<sup>2)</sup> *Holotypus drogiacus* COTTEAU, *Pal. Franc.*, Jura, p. 431, 432, pl. 108, f. 6, 109, f. 2.

<sup>3)</sup> *Ibidem*, p. 448, pl. 115.



pearance of resting with their bases on the interradia, in this also like the auricles of the recent form.

About the genus *Anorthopygus* we are still ignorant in this respect.

Thus *Pygaster*, *Pileus*, *Holcotypus*, and our recent form, agree in having the auricles of every ambulacrum directed longitudinally with relation to the ambulacrum, and separate. In *Discoidea*, and I believe in *Galerites*, their structure is another. When in a specimen of the *Discoidea cylindrica* AGASSIZ the interior has been carefully cleared of the chalk, the peristome, *woodcut f. 1*, is seen to be formed of the five narrow, projecting ambulacra, alternating with the five broad, less prominent interradia. Where approaching to the peristome the ambulacra have their poriferous zones approximating and the middle part of their first pairs of plates swelling inwardly and protuberant, with the single pores arranged all around the peristome according to the general formula I *a*, II *a*, III *b*, IV *a*, V *b*, and I *b*, II *b*, III *a*, IV *b*, V *a*. At the same time their lateral parts are seen to expand and to support on each side a slightly reclining auricle, thin at its upper free margin and there at its ambulacral angle presenting a triangular part projecting over the zone and made distinct from the auricle itself by an impressed line visible in all on the adoral surface, *woodcut f. 1, 2*. The succession of elevated ambulacral plates by which the auricle is supported behind, *f. 2*, is very short, *f. 3*, and in no wise forms a ridge prolonged into the ambulacrum, but simply a transverse swelling. The auricles thus constructed do not stand separate and free as in *Pygaster*. On the outward side, that is on the margin facing the interradium, each of them is united to that of the next ambulacrum by a wall resting on the interradium, nearly attaining the height of the auricles, almost rectilinear at its upper margin, and slightly hollow on the adoral side. A median vertical suture is to be followed downwards. At the base are clearly seen the odd median first plate <sup>1)</sup>, and on each side of it the peristomal beginnings of the two second plates, which are of conspicuously unequal size. The ridges, which in each interradium radiate towards the periphery, gradually becoming thinner and higher so as to divide the ventral part of the

<sup>1)</sup> See *Etudes s. l. Echinoïdées*, Pl. XIV, fig. 125.



*Discoidea cylindrica* Ag.

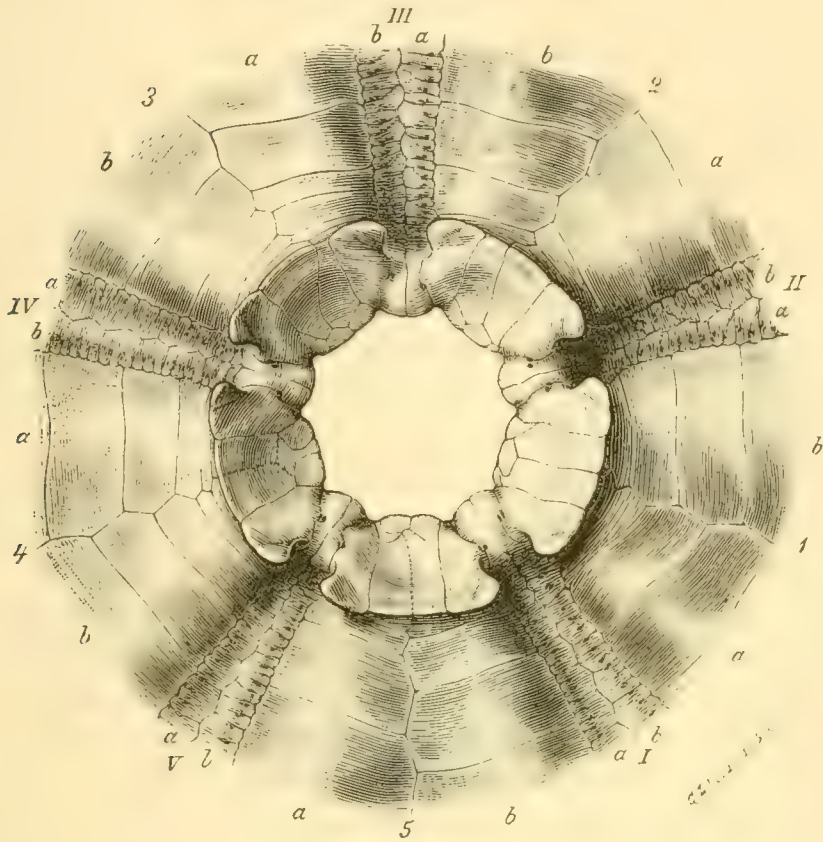


Fig. 1. The peristome from the inside.

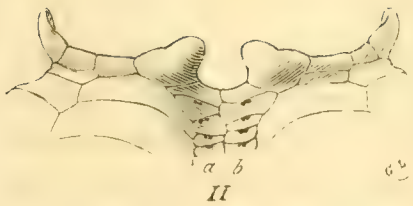


Fig. 2. Four auricles, from the aboral side, an ambulacral pair in the middle.



Fig. 3. Section made a little obliquely so as to pass through one of the interradial ridges, the lateral part of the peristomal ambulacrum, and the auricle.

interior into ten compartments, are here, in the close vicinity of the peristome, only indicated by the convexity of each series of interrarial plates. By means of the arrangement thus described the peristome becomes internally surrounded by a slightly funnel-shaped ring composed of five broad pieces formed by the interradially connected auricles, and leaving room between them for the compressed middle parts of the ambulacra with their approximated zones of pedicellar pores. It will seem as if a somewhat similar disposition maintains also in the Galerites Albogalerus. But it is not with this structure that our recent form accords in the corresponding parts; by its separate and unconnected longitudinal auricles it decidedly approaches the group formed by Pygaster, Pileus and Holecypus.

Reverting now to the outside, there is seen close to the peristome the hollow of the single spherid with its minute tubercle. Nothing like this is found in the Pygaster semisulcatus of which the peristomal portion of the ambulacrum V is given *Pl. 2, fig. 11*. Here the tubercles, primary and secondary, evidently afford no room for a hollow like that represented *Pl. 1, fig. 7*. It is, however, so little probable that this organ, of all but universal presence among the Echinoidea, should be really absent in Pygaster, that it may be allowed to question whether in this genus the spherid, single or double, was not entirely interior, concealed in one or two crypts excavated in the thickness of the test, as it is in certain Clypeastridæ<sup>1)</sup>, for instance Clypeaster and Arachnoides, in which the outward aspect in no wise betrays its hidden presence. I tried to find an answer to this question by carefully grinding down the test of a Pygaster semisulcatus, but without success. In our recent Echinoconid the spherids are single, as they are in Echinarachnius, Mellita, Laganum, Echinocyamus, and it may be allowable to suggest that possibly during life they were, as in those genera, in part or wholly roofed over by a thin covering, which has disappeared in the dead specimen.

In the ambulacra of the Pygaster semisulcatus the plates following upon the three first coalescent ones are all simple and entire. At first a tendency shows itself towards forming

<sup>1)</sup> Etudes s. l. Echinoïdées, p. 6, t. VIII, fig. 68—78.

triads having the middle plate compressed and narrowed towards the suture, *Pl. 2, fig. 11*, but after only two or three triads this tendency disappears, and both series present all through none but uniformly entire and simple plates. All the authors agree in giving such a disposition of the ambulacral plates to *Pygaster*, *Pileus* and *Anorthopygus*, and it is with these genera that our recent *Echinoconid* agrees, while *Discoidea* is distinguished by a highly developed and pervading triadic disposition <sup>1)</sup>.

It is in connexion with the regular and uniform sequence of plates that the zones of pores are simple and straight, as in *Pygaster* and its allies. The comma-shaped geminous pores recall those of certain *Clypeastridæ* <sup>2)</sup>, but also, though rather distantly, the modification of the external perforation observable, according to COTTEAU, in the *Pygaster macrocyphus* WRIGHT <sup>3)</sup>, and the *Galeropygus agariciformis* FORBES <sup>4)</sup>.

The size of the tubercles is greater than in the *Irregulares* generally, it is however slightly exaggerated in the *fig. 1* and *2*. The mamelon is perforated as in all the *Echinoconidæ* and many *Echinoneidæ*. It is surrounded by a very distinct crenulation, thus far like what is seen in *Anorthopygus*, *Holcypus*, *Discoidea*, but different from the mamelon of *Pileus* and *Pygaster* which is said always to be without any crenulation.

The numerous epistromal protuberances form a very striking feature. They present some resemblance to those of *Echinoneus* <sup>5)</sup> and certain *Clypeastridæ*. They were, however, not absent in the old *Echinoconidæ*. The *Galerites Albogalerus*, on its dorsal surface from the ambitus upwards presents between the tubercles, which are there thinly scattered and of an inferior size, numerous minute sub-pedunculated prickly epistromal globules, standing singly but assembled into more or less distinct clusters on the several plates, while on the ventral surface the tubercles, on becoming at the ambitus more numerous and larger, are closely surrounded by protuberances densely pressed together into a swelling layer. The descriptions and figures given by COTTEAU of species from the

<sup>1)</sup> Etudes s. l. Echinoïdées, Pl. XIV, fig. 125.

<sup>2)</sup> Ib. Pl. VIII, fig. 73, 74, 75.

<sup>3)</sup> Pal. Franç.; Jura, p. 492, Pl. 137.

<sup>4)</sup> Ib. p. 329, Pl. 86, f. 3—7.

<sup>5)</sup> Etudes s. l. Echinoneïdes, Pl. IX, fig. 79, 80.



Chalk as well as Jurassic, of Discoidea and Holoctypus<sup>1)</sup>, represent the epistromal protuberances as forming transverse, straight or waved strings of rounded or ovate beads or as being more or less densely strewed. Nor are they absent in the *Pygaster semisulcatus*, *Pl. 2, fig. 11, 14*. They are spread among the primary and smaller tubercles, and gathered in groups on the flanks of the interradia. Under the microscope they present the appearance of sub-pedunculated, globular, berry-like protuberances, such as are met with in the young states of *Arbacia* and *Salenia*. But in the *Pygaster* they do not present the luxuriance so conspicuous in the recent form, and do not produce the appearance of a double lip described above.

Specimens of *Pygaster* are rarely found with the calycinal system in its place and entire; in most cases it is lost, and along with it the uppermost parts are gone of ambulacra and interradia. The posterior portion of the periproct, however, often remains unbroken. This is what has happened with the recent specimen. The calycinal system and portions of the ambulacra and interradia are missing, and of the interradium 5 also much is lost, but of the periproct a considerable part has been left entire. All this seems to indicate a disposition of these parts nearly resembling that of the corresponding parts in the genus *Pygaster*.

The remark is near at hand that the specimen here described may represent only the young state of its species, and in the absence of the calycinal system the question thus raised cannot be answered satisfactorily. In the parts remaining, however, there is nothing of a decidedly juvenile character. The test is rather thick and has suffered less from withering than dead tests of young specimens generally do; the tubercles, the epistromal protuberances, and the depressed ambulacra have more of the adult than of the young. Perhaps also it may be said, that if its size as full-grown were more considerable, it would not have escaped being caught by the dredge. Littleness therefore seems to be another character by which it departs from the extinct forms it revives, no less than from the recent forms among which it lives. It is a stranger to the present Echinoidean world, predominantly con-

<sup>1)</sup> Pal. Franç. VI., Crét. p. 498, 516, Pl. 996, 997; VII, Pl. 1008—1013, 1016, 1017, 1019 etc. Ib. IX, Jura, p. 418, Pl. 104, 105, 107.



sisting of numerous species of Echinidæ, Spatangidæ, Clypeastridæ, mostly of tertiary origin, many of which attain considerable dimensions. In some minor details it recalls the otherwise dissimilar Clypeastridæ; from the Cassidulidæ and Echinoneidæ it differs widely. In the old group of the Echinoconidæ alone it is admitted, and there it approaches the genus *Pygaster*, seen already in Liassic time, vigorously developed during Jurassic ages, decreasing, it will appear, in the Cretaceous, and as yet unrecorded from the Tertiary period. But characters are not wanting by which it deviates from that ancient type, and they are important enough to lead to the creation of a separate genus. For this a name is to be devised, and following the train of thought suggested by a certain family likeness I propose the patronymic one of

### PYGASTRIDES Lov.

Genus Echinoconidarum.

Periproctium dorsale, posticum. Assulæ ambulacrales omnes simplices, primis latis, uniporis, auriculas sustinentibus longitudinales, separatas; zonis pororum simplicibus, directis. Sphæridia singula. Assulæ interradales peristomatis singulæ, latæ. Tubercula perforata, crenulata, primariis majusculis. Epistroma luxurians.

### *Pygastrides relictus* Lov.

1874. *Pygaster relictus* Lov. Etudes s. l. Echin., p. 69, nota.

Habitat in Mari Caribbæo, juxta »Virgin Islands«, profunditate 200—300 orgyrum; A. Goës.





PLATE I.



## PLATE I.

## Pygastrides relictus Lov.

Fig. 1. Ventral aspect of the described specimen, *a*, magnified nearly twelve times.

The ambulacra are marked with Roman numerals, I—V, the interradia with the figures 1—5.

Fig. 2. The same, dorsal aspect.

Fig. 3. The same, side-view, presenting the ambulacrum IV and the interradia 3 and 4.

Fig. 4. The peristomal region, seen from without.

Fig. 5. The same from the interior, comp. fig. 2. In the *I a* the mark \* denotes the auricle remaining in its place, as also in *II a, b*, *III a, b*, *IV b*, *V b*, while \*\* indicates the base left by an auricle that has fallen off, as also in *IV a*, *V a*.

Fig. 6. The upper termination of the ambulacrum III.

Fig. 7. The peristomal part of an ambulacrum in a very oblique position, showing the incisions of the lip, the hollow of the spherid, and the epistomal protuberances producing the appearance of another exterior lip.

Fig. 8. A tubercle surrounded by epistomal globules, comp. fig. 4.

Fig. 9. Protuberances of the epistome.

Fig. 10. A pore, comp. fig. 4, 7.



Fig 3



Fig 7



Fig 6

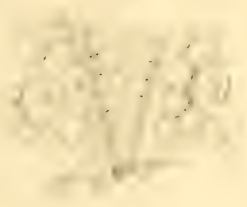


Fig 1.  
III

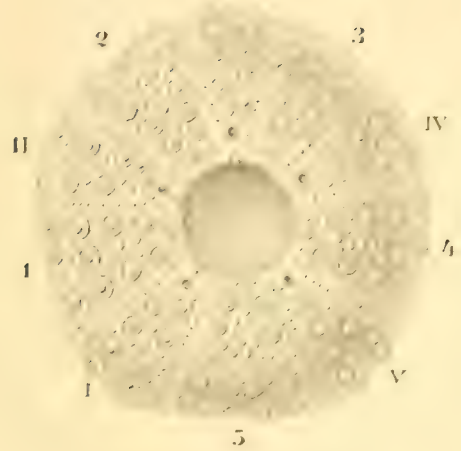


Fig 10



Fig 2  
III



Fig 4.

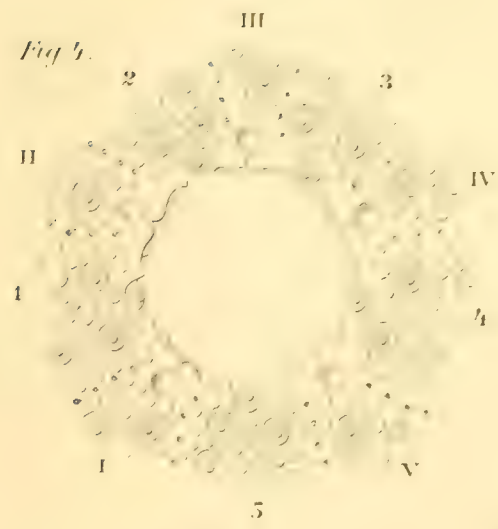


Fig 5



Fig 9



Fig 10



Fig 8



PLATE II.

---

PLATE II.

*Pygaster semisulcatus* PHILL.


- Fig. 11. The peristomal part of the ambulacrum V, magnified.  
Fig. 12. Peristomal region seen from the interior.  
Fig. 13. The two auricles of an ambulacrum.  
Fig. 14. Epistromal protuberances from the flanks of an interradium.
- 



Fig. 11.

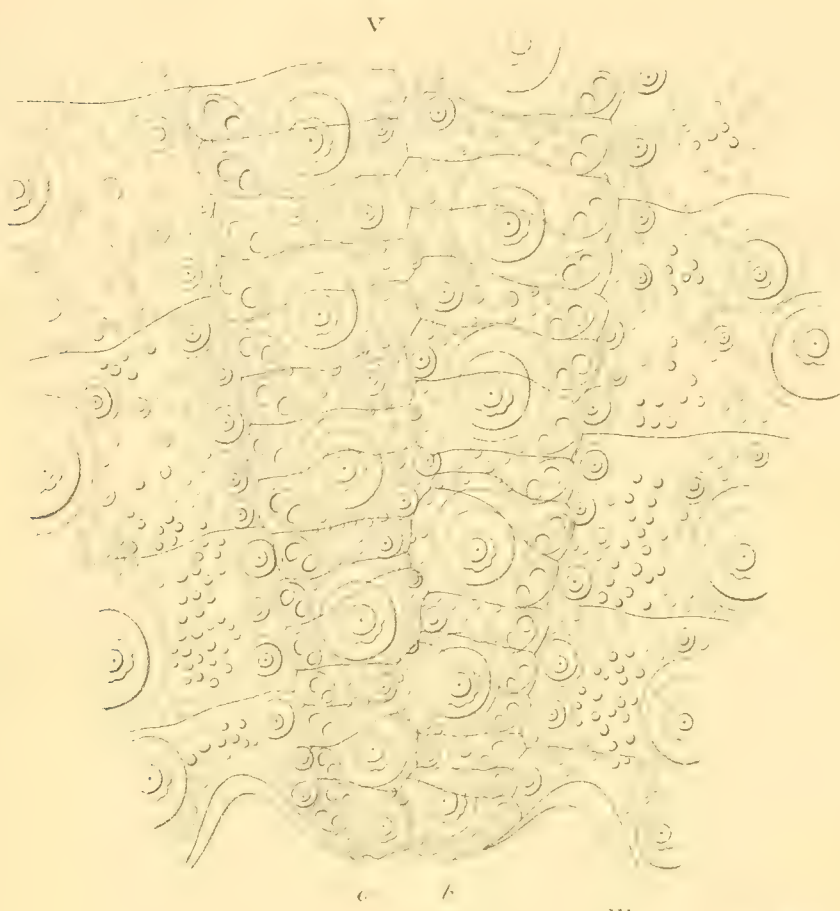
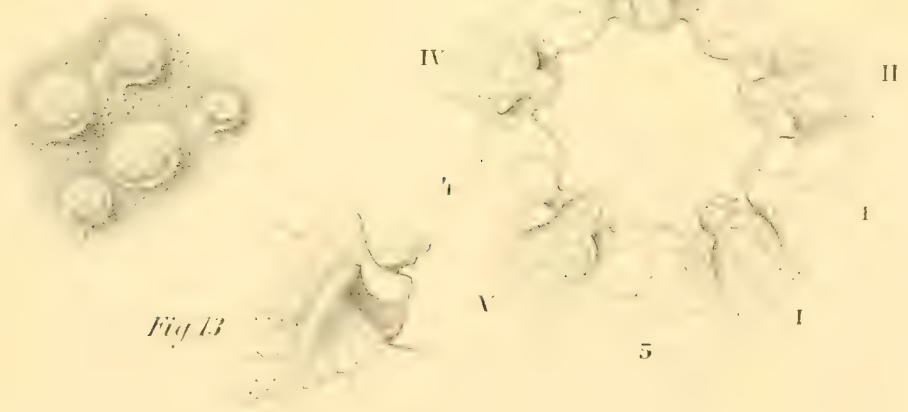


Fig. 12.

Fig. 13.





BIDRAG

TILL

PANTOPODERNAS MORFOLOGI

OCH

UTVECKLINGSHISTORIA

AF

GOTTFRID ADLERZ.

MED TVÅ TAFLOR.

---

MEDDELADT DEN 14 DECEMBER 1887 GENOM S. LOVÉN.

---

STOCKHOLM, 1888.  
KONGL. BOKTRYCKERIET.  
P. A. NORSTEDT & SÖNER.





Pantopodernas grupp har på senare tid gjorts till föremål för grundliga undersökningar af utmärkte forskare, bland hvilka isynnerhet Prof. ANTON DOHRN i sin bekanta monografi <sup>1)</sup> öfver de i Medelhafvet funna formerna ställt denna grupp i en ny belysning, som framdeles torde gifva uppslag till en vida säkrare uppfattning af dess frändskapsförhållanden än den för närvarande rådande. Såsom ett allmänt resultat af hans undersökningar framgår obestridligt, att Pantopoderna visa en från öfriga Arthropoders så afvikande struktur, att man med fog kan betrakta dem såsom en klass för sig, af samma rang, hvad isoleringen från öfriga former beträffar, som de öfriga Arthropodklasserna. Å andra sidan framhåller DOHRN <sup>2)</sup> med full rätt, att strukturförhållandena inom denna grupp äro så enformiga och de enskilda arterna så nära befryndade med hvarandra, att i detta afseende hela gruppen är jemförlig med t. ex. en Crustacé-familj. För Pantopodgruppen sammanfalla därför de systematiska begreppen: *familj*, *ordning* och *klass*. En sådan nära släktskap formerna emellan plägar anses känneteckna en jemförelsevis ny, i liflig artbildning stadd grupp, och därför torde den af de flesta zoologer omfattade meningen, att Pantopoderna skulle utgöra de föga förändrade efterlevande af en urgammal, utdöende grupp, kunna betraktas såsom mindre grundad.

Vid de undersökningar af Pantopoder till hvilka jag haft tillfälle dels å Riksmusei rikhaltiga samling af nordiska former, dels vid Vetenskapsakademiens zoologiska station, Kristineberg, har jag kunnat konstatera en stor del af DOHRNS, HOEK's och SEMPERS uppgifter beträffande utveckling och strukturförhål-

<sup>1)</sup> *Die Pantopoden des Golfes von Neapel und angrenzenden Meeres-Abschnitte*. Eine Monographie von Dr ANTON DOHRN. Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. Leipzig 1881.

<sup>2)</sup> l. c. pag. 94.

landen hos de vid Bohuslänska kusten förekommande formerna. Emellertid tror jag mig i vissa detaljer böra framställa en från de nämnde författarnes mer eller mindre afvikande mening. Hufvudsyftet med denna min första uppsats i ämnet är att söka utreda några för Pantopodgruppens uppfattning viktiga organisationsförhållanden, hvilka, enligt min tanke, hittills blifvit misstydda.

För den tillmötesgående välvilja, med hvilken Herr Professor S. LOVÉN stält till mitt förfogande Riksmusei Pantopodsamling, får jag härmed till honom uttala mitt värdsamma tack. På samma gång begagnar jag tillfället att erkänna den tacksamhetsskuld, i hvilken jag står till K. Vetenskapsakademien, som tilldelat mig anslag för att vid Kristineberg fortsätta de studier, af hvilkas hittills ernådda resultat föreliggande uppsats lemnar en förberedande framställning.

---

## Snabeln och de främre kroppsbihangen.

Enligt de äldre författarnes terminologi (bibehållen äfven af HOEK)<sup>1)</sup> urskiljer man på Pantopodernas kropp följande hufvuddelar: *cephalothorax*, 3 fria *thoracalsegment* samt *abdomen*. DOHRN ogillar<sup>2)</sup> denna terminologi, på grund af den förvirring, den enligt hans mening anstiftat i fråga om uppfattningen af Arthropodklassernas morfologi. Dessa termer torde likväl hafva sitt berättigande, om man blott icke genom deras användande gör vald på resultaten af de morfogenetiska undersökningarne. Om man också, såsom DOHRN framhåller, hos Pantopoderna ej kan tala om något egentligt hufvud, så bör dock å andra sidan erinras, att de ej äro till den grad vanlottade, att de skulle sakna hvarje fysiologisk eller ens morfologisk motsvarighet till öfriga Arthropoders hufvud. Men liksom hos en del andra Arthropoder har det segmentkomplex, som uppbär munnen och omsluter öfre svalggangliet, sammanvuxit med ett följande, med ett par gångben utrustadt segment, och en sådan förening torde väl, äfven utan att man anställer sina betraktelser med den förutfattade meningen att man dervidlag har att göra med en gren af Crustacé- eller Arachnidstammen, kunna betecknas med termen *cephalothorax*. Såvidt jag kan finna, behöfva i denna terms användning alls ej ingå några phylogenetiska spekulationer utan blott det enkla sakförhållande, som ofvan nämnts. Hvad användningen af termen *thorax* beträffar, så afser den väl blott de med gångben utrustade segmenten hos de Arthropoder, hvilkas bakre segment antingen sakna extremiteter eller ha rudimentära sådana och sålunda bilda hvad man kallar *abdomen*. Onekligen är den starkare utbildning, som dessa benbärande, kroppens tyngdpunkt upp-

<sup>1)</sup> *Report on the Pycnogonida* [The Zoology of the Voyage of H. M. S. CHALLENGER. Vol. III. Part. X. 1881].

<sup>2)</sup> l. c. sid. 2.



bärande segment ernått inom de olika grupperna, resultat af samma fysiologiska lag, och såsom fysiologiska termer, utan alla phylogenetiska biasigter, torde samtliga de ofvannämnda termerna komma att bestå, enär de svårligen kunna umbäras. Föga plausibel tyckes mig den af DOHRN föreslagna terminologien, enligt hvilken han kallar Pantopodernas hela kropp helt enkelt *bål* <sup>1)</sup> i motsats till extremiteterna. Denna term skulle kunna finna användning hos sådana arthropoder, hvilkas segmentering ännu befinner sig på ett ursprungligt homonomt stadium. Der åter en sa utpräglad heteronomi gör sig gällande som hos Pantopoderna skall denna term af brist på användning ha föga utsigt att vinna burskap. Här har man behof af andra termer för att beteckna de för olika ändamål ombildade eller sammansmälta segmenten. Oriktig tycks mig vidare DOHRNS med stort eftertryck upprepade gånger framhållna mening, att *snabeln* är att betrakta såsom kroppens första segment. I spetsen af snabeln befinner sig munöppningen, och då DOHRN betraktar snabelns framåtriktade läge hos några former samt den vanligt förekommande valsformen hos kroppssegmenten såsom det primära förhållandet, så har han dermed tillskapat en valsformig Arthropod med apical såväl mun- som analöppning. Sjelf tycks mig DOHRN derigenom ha bidragit att öka den, enligt hans egna ord, myckna förvirring, som inom Arthropodgruppen blifvit anstiftad af termerna *hujead*, *thorax*, *cephalothorax*, och hvars lösning är descendensteorien förbehållen. <sup>2)</sup> Vore verkligen *snabeln* kroppens första segment och munöppningens läge apicalt i främre kroppsändan, så är väl fara värdt, att det aldrig skall lyckas återföra Pantopoderna till det gemensamma modersskötet för alla Arthropoder, till Anneliderna, hvartill dock DOHRN sedermera <sup>3)</sup> visar stark tendens. Såsom en ovedersäglig konsekvens af ofvannämnda åsigt, torde väl bland annat framgå, att hos alla Arthropoder munöppningen ursprungligen haft ett apicalt läge.

Men om ej snabeln kan betraktas såsom ett första segment, hvad är den då? Besvarandet af denna fråga torde möta åtskilliga svarigheter, och, innan jag inlåter mig derpå, vill jag först angifna, hvad som enligt min tanke är att betrakta såsom kroppens första segment.

<sup>1)</sup> 1. c. sid. 3.

<sup>2)</sup> 1. c. sid. 2.

<sup>3)</sup> 1. c. sid. 88 och ff.



En blick på fig. 1 samt i DOHRNS arbete på Taf. XIII, fig. 2, som föreställer ett vertikalt längdsnitt genom *Phoxichilidium longicolle*, torde tydligare än en lång beskrifning gifva en föreställning om denna sak. Säsom kroppens första segment har man att betrakta den del af främre kroppsändan, som uppbär extremitetparet I och som omsluter öfre svalggangliet.<sup>1)</sup> Nämda extremitetpar innerveras, säsom synes af fig. 1, från öfre svalggangliet och måste betraktas säsom praeoralt, äfven utan all jemförelse med Crustaceernas första antennpar eller Arachnidernas »käkantennor». Läget af extremitetparet I i förhållande till munöppningen framgår med tydlighet, om man tager i betraktande beskaffenheten af snabelns insertion. Vid basen af snabeln ses å öfre och undre sidan en instjelpning, så beskaffad, att snabeln tydligen visar sig vara inskjuten något litet i en insertionshåla. I sjelfva verket kan hos de flesta former snabeln medels en särskild muskelapparat dragas in i denna insertionshåla och visar dermed en påfallande olikhet med de med hvarandra rörligt förenade kroppssegmenten, af hvilka, liksom hos Arthropoder i allmänhet, hvarje efterföljande segment med sin främre ände är insererad i det föregående hålighet, i hvilken det kan indragas medels de muskler, som från dess främre kant sträcka sig in i det föregående segmentet, nära hvars bakre kant de ha sitt fäste. De muskler, som åstadkomma snabelns rörelser, äro fästa vid kanterna af snabelns bas samt sträcka sig derefter uppåt och inåt i det följande segmentet, på hvars sidovägg de inserera sig; men några af dessa muskelknippen, som åtfölja matstrupen, träda först *igenom svalgringen* och inserera sig bakom öfre svalggangliet på segmentets ryggsida. Dessa senare muskelknippen kan man, sasom äfven DOHRN medgifver<sup>2)</sup>, omöjligen betrakta säsom delar af en ursprunglig hudmuskelsäck, hvilket deremot torde vara berättigadt beträffande kroppssegmentens muskulatur. Om tydningen af dessa snabelns rörelsemuskler torde jag sedermera få tillfälle att uttala mig.

Säsom af fig. 1 synes, fortsätter sig snabelns lumen säsom oesophagus genom svalgringen för att der bakom förena sig med tarmens. Något afvikande läge af munöppningen i

<sup>1)</sup> Dermed vill jag icke hafva sagt, att detta första segment skulle vara homologt med de öfriga kroppssegmenten. Jemförelsen med Annelidlarvens utveckling hindrar ett sådant antagande.

<sup>2)</sup> l. c. sid. 23.

jämförelse med förhållandet hos andra Arthropoder är mig, i betraktande af de påpekade förhållandena, omöjligt att finna. Ytterligare tillkommer en omständighet, som i hög grad bestyrker min mening om snabelns insertion på ventralsidan mellan första och andra segmenten, sålunda på en plats motsvarande munöppningens hos alla öfriga Arthropoder. Denna omständighet är snabelns innervation från såväl öfre som undre svalggangliet. Såsom DOHRN påvisat, utgöres snabelns vägg af 3 »antimerer», en öfre och två undre. Den öfre af dessa mottager sin nerv från öfre svalggangliet, de undre förses med hvar sin nerv från undre svalggangliet. Om man också, isynnerhet efter offentliggörandet af KLEINENBERGS undersökningar<sup>1)</sup> öfver nervsystemets anläggning hos Annelid-larven, måst uppgifva tanken på öfre svalggangliets homologi med bukganglierna, så måste man väl ändå tillskrifva det ett apicalt läge i främre kroppsändan i förhållande till de nästföljande ganglierna. I alla händelser är det præoralt, och de kroppsbihang hos Arthropoderna, som derifrån mottaga sina nerver, måste vara præorala, förutsatt att man, såsom väl torde kunna anses berättigadt, lägger Annelidliknande former till grund för Arthropodernas organisation. Lika tydligt är, att de från undre svalggangliet innerverade delarne måste betraktas såsom postorala. Snabelns öfre »antimer» visar sig sålunda vara præoral, hvaremot de undre »antimererna» äro postorala. De delar som omsluta munöppningen tillhöra således skilda segment, och munnen måste därför förläggas mellan dessa båda segment.

Det ofvan antydda förhållandet med snabelnervernas ursprung torde, såsom jag tror, i väsendtlig mån kunna bidra till tolkningen af detta egendomliga organ.

De äldre författarne, såsom SAVIGNY, JOHNSTON, MILNE EDWARDS, betraktade i allmänhet Pantopodernas snabel såsom hufvud. Äfven LATREILLE uttalade i början samma mening, men framstälde sedermera<sup>2)</sup> den åsigten, att snabeln var bildad genom sammanväxningen af mandibler och öfverläpp. KRÖYER<sup>3)</sup> anser snabeln tillsammans med »ögonringen» bilda Pantopodernas hufvud, hvarvid snabeln vore att betrakta såsom första kropps-

<sup>1)</sup> Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus* [Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV 1886].

<sup>2)</sup> *Cours d'Entomologie* 1831.

<sup>3)</sup> *Naturhistorisk Tidskrift* 1845, 2 ser. I. p. 90—139.



segmentet. LATREILLE's tolkning anser han obevisad men antyder å andra sidan att, om man ansåge Pantopoderna för Crustacéer, snabeln möjligen skulle tolkas såsom sammansatt af en öfverläpp och en klufven underläpp. LEUKART låter <sup>1)</sup> snabeln uppstå af öfriga Arthropoders öfverläpp, som blifvit genomborrad. DEJARDIN jemför snabeln med Nematodernas svalg samt tillbakavisar den af LATREILLE framställda meningen. <sup>2)</sup> HUXLEY anser Pantopodernas snabel ha kommit till stånd på samma sätt som Acarinernas <sup>3)</sup>, d. v. s. genom sammansmältning af chelicerer och pedipalper. HOEK uttalar sig vid behandlingen af nervsystemet om snabelns bildning på ett sätt <sup>4)</sup>, som tydligt lägger i dagen, att han låtit förvirra sig af den af honom sjelf (och KRÖYER) använda terminologien. Efter att ha påvisat hvilka delar som innerveras från undre svalggangliet, kommer han till det resultat, »*that the palpi originally belonged to a pair of appendages which coalesced to form the two undermost of the three parts of which the proboscis is composed*». Med »palpi» förstår HOEK (i likhet med KRÖYER) extr. II, och då han, såsom af ofvanciterade yttrande framgår, i denna beteckning vill lägga en djupare betydelse och tillskrifva extremitetparet II rollen af blotta palplikande bihang, så förbiser han, att kontinuiteten mellan larvernas andra benpar och extr. II hos den utbildade Pantopoden redan blifvit ådagalagd af DOHRN <sup>5)</sup> samt sedermera äfven af SEMPER. <sup>6)</sup> Nämnda benpar hos larverna visar en i detalj gäende likhet med larvernas tredje benpar men företer deremot intet, som skulle berättiga antagandet, att det skulle utgöra blotta »palpi» till ett extremitetpar, som skulle sammansmält till bildande af den redan på detta stadium förefintliga snabeln.

Om jag här skulle våga att gentemot DOHRN häfda den den gamla LATREILLE'SKA uppfattningen af snabeln såsom uppkommen genom sammansmältningen af en öfverläpp samt ett första postoralt par kroppsbihang, så skulle jag hufvudsakligen

<sup>1)</sup> *Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere* 1848. s. 99.

<sup>2)</sup> *Comptes rendus* XXIX p. 28 och 29, 1849.

<sup>3)</sup> *Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere*, deutsche Ausg. von Spengel. 1878. s. 341.

<sup>4)</sup> l. c. sid. 113.

<sup>5)</sup> *Ueber Entwicklung und Bau der Pyenogoniden* [Jenaische Zeitschr. f. Medic. und Naturwissensch. V. 1869].

<sup>6)</sup> *Ueber Pyenogoniden und ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen* [Arbeiten aus dem Zool.-zoot. Inst. in Würzburg. 1874. Heft. 4].

grunda denna uppfattning på innervationsförhållandena, sådana de äfven varit kända af DOHRN och HOEK. Den sistnämnde har redan <sup>1)</sup> gjort ett försök i denna riktning. Att det ej utfallit fullt lyckligt, beror hufvudsakligen på hans missuppfattning af undre svalggangliets sammansättning samt naturen af extr. II.

Undre svalggangliet (se fig. 2) afgif i regeln 3 nervpar: 1) till snabelns undre »antimerer», 2) till extr. II samt 3) till extr. III. <sup>2)</sup> [Jag bortser härvid från några fall, då genom sekundär anslutning af följande ganglier äfven första paret gångben mottager sina nerver från den suboesophageala gangliemassan]. Såsom man skulle kunna vänta, och såsom äfven DOHRN påvisat vara förhållandet, visar detta ganglion trenne centra af fibrillären Punktmasse», motsvarande de respektive nervparen. Men tillvaron af flere dylika centra i ett ganglion plägar anses, och det med rätta, sasom ett afgörande bevis för detta ganglions sammansättning af flere ursprungliga, enkla ganglier. Ännu under det tidigare larvstadiet har man tillfälle att se det nervpar, som innerverar extr. III, utgå från ett särskildt, med det framför liggande genom kommissurer förbundet gangliepar. Så vidt jag känner, har man dock ännu ej sett något stadium, då de tvänne främsta ganglierna i denna gangliekomplex varit skilda. Härvid är dock att märka, att snabelns anläggning i sin snart sagdt definitiva form försiggår på ett så tidigt embryonalstadium, och att den nykläckta larven visar sig äfven i andra afseenden vara en så »sekundär» larvform, att man ej kan vänta att här anträffa alla ganglier i sitt ursprungliga isolerade läge. Det tycks mig som om homologien mellan de undre snabelnerverna och extremiteternas nervpar i betraktande af ofvannämnda förhållande skulle vara otvifvelaktig, då de äro hufvudnerver från homologa gangliepar. Härtill kommer en iakttagelse af HOEK, som kan anföras som stöd för samma uppfattning. HOEK påvisar nemligen <sup>3)</sup>, att hos *Colossendeis megalonyx* de för extremiteterna bestämda nervparen strax efter sitt inträde i extremiteterna dela sig i tvänne grenar, ett förhållande som äfven gäller extr. II och

<sup>1)</sup> l. c. sid. 113 och 115.

<sup>2)</sup> Här, liksom i det föregående, har jag upptagit DOHRNS beteckningssätt, i det jag med extr. I, II och III afser de af KRÖYER med respektive *mandibulae*, *palpi* och *pedes oviferi* betecknade trenne främsta paren kroppsbihang.

<sup>3)</sup> l. c. sid. 112.



III. Hos extr. II försiggar denna delning nära nervstammens ursprung ur den suboesophageala gangliemassan. Strax invid ursprunget för de stora nerverna till snabelns undre antimerer har han funnit ett mindre nervpar utgå, likaledes till snabelns undre antimerer. Dylika nerver, ehuru svagare, har han äfven funnit hos *Nymphon*. Hvad det sistnämnda släktet beträffar, så tror jag, att HOEK misstagit sig, enär jag, oaktadt mycket sökande, ej kunnat finna mer än ett nervpar, som från undre svalggangliet innerverar snabelns undre antimerer. Ej heller har jag hos detta släkte kunnat återfinna den af HOEK afbildade och beskrifna gaffeldelningen af extremiteternas nerver. Åtminstone förekommer ingen sådan delning i extremiteternas öfre leder, de enda der nervstammen kan med säkerhet följas. Så mycket betydelsefullare förefaller mig den af HOEK upptäckta gaffeldelningen af extremitetnerverna hos *Colossendeis* i samband med förekomsten af det nämnda sekundära nervparet för snabelns undre antimerer. Det tycks mig ej kunna råda något tvifvel om, att detta senare nervpar, som leder sitt ursprung från samma punkt af gangliemassan som snabelantimerernas hufvudnerv, är att betrakta som de senares främre grenar, och att sålunda nerverna för snabelns undre antimerer äro tvägrenade, i likhet med extremiteternas, ehuru delningen här fortskridit omedelbart intill sjelfva ursprungsstället, så att grenarne numera synas utgå såsom skilda nerver.

HOEK tolkar dessa förhållanden på ett afvikande sätt. Då han ej kunnat uppdaga mer än tvänne centra i den undre gangliemassan och därför anser denna sammansatt af blott tvänne ganglier, antager han, att snabelnerverna och nervparet för »palperna» (extr. II) utgå från samma ursprungliga ganglion. Efter upptäckten af det mindre och främre paret snabelnerv tillägger han <sup>1)</sup>: *Nobody would conclude, however, from their presence that the first ganglion was originally composed of four ganglia; but the supposition of its being formed of three nuclei loses at the same time much of its value, and the ventral part of the proboscis must be considered as being innervated by the same original ganglion as that which gives off the nerves for the palpi*.

Antagandet att extr. II skulle utgöra blotta »palpi» till ett annat extremitetpar har redan härofvan, genom hänvisning

<sup>1)</sup> l. c. sid. 113.

till utvecklingshistorien, visats vara ohållbart. Ett ytterligare bevis i samma riktning lemna de i såväl extr. II som III, i respektive tredje och fjärde lederna, förefintliga excretionsorganen. Dessa organ, i hvilka man föröfrigt med DOHRN väl skulle kunna se homologa till de i de öfriga extremiteterna i motsvarande läge befintliga och på samma sätt mynnande generationsorganen, visa i båda de nämnda benparen en likartad struktur och torde väl kunna jämföras med Annelidernas segmentalorgan, en jämförelse som DOHRN endast antydningssvis uttalar. Tillvaron af dylika organ i en »palpus» skulle väl blifva svårförklarlig.

De väsendtligaste svårigheterna i tolkningen af snabelns morfogeni möta, då man tager i betraktande det vidare förloppet af dess nerver med deras ganglionära ansvälningar och kommissurer. Emellertid tror jag, att man med HOEK kan i hela denna komplicerade nervapparat se en sekundär bildning, till sin uppkomst samtidig med den säregna muskulatur, med hvilken snabelns inre sil- och tuggapparat är så rikligt försedd. HOEK framställer en mycket antaglig gissning om dess ursprung från de talrika ganglier och nervtrådar, hvilka såväl på benen som på hela kroppen innervera Pantopodernas integument. Ett visst erkännande af snabelns sekundära natur ligger i DOHRNS yttrande i fråga om dennas byggnad <sup>1)</sup>: »Statt eines bilateralsymmetrischen haben wir es also hier mit einem dreistrahligem Bau zu thun». Huru kan en sådan byggnad stå tillsammans med snabelns påstådda homologi med kroppssegmenten? Antagandet af snabelns sekundära uppkomst rubbas i ingen mån genom påvisandet af snabelns tillvaro hos de tidigaste larvformerna. Detta förhållande är blott ett bevis för dessa larvformers »sekundära» natur.

Alvarsamma svårigheter beredde mig i början den 2-ledade snabeln hos *Eurycyde hispida* (*Zetes hispidus* Kr.) Att snabeln hos denna intressanta Pantopod, i enlighet med KRÖYERS af DOHRN betvivlade uppgift, är 2-ledad, har jag haft tillfälle konstatera å de i Riksmusei samling befintliga exemplaren. KRÖYERS uppgift bekräftas äfven af HANSEN <sup>1)</sup>, som haft tillfälle att undersöka ett ganska rikt material. Skulle verkligen snabeln ursprungligen varit 2-ledad, så hade förklaringen om

<sup>1)</sup> l. c. sid. 16.

<sup>2)</sup> *Kara-Havets Pycnogonider*, s. 174 [Dijmphna-Togtets Zoologisk botaniske Udbytte, Kjöbenh. 1887].

dess uppkomst genom sammansmältning af en öfverläpp och ett par postorala kroppsbihang stött på oöfvervinliga svårigheter, isynnerhet som den rörformiga basalleden hos *Eurycyde* alls ej visar någon antydan till sammansättning af trenne »antimerer». Emellertid påvisar HANSEN <sup>1)</sup>, att denna snabelns delning i tvänne leder ej framträder förr än djuret är nära fullt utbildadt, hvaremot larverna ha en med öfriga Pantopoders öfverensstämmande snabel. Utan tvifvel är således denna i sig sjelf föröfrigt svärförklarliga byggnad af snabeln att betrakta såsom en sekundär ombildning. Sasom i viss mån bildande en öfvergångsform torde man kunna betrakta Medelhafssläktet *Barana*, hvilket, enligt DOHRN, ej har tvåledad snabel men visar mycken likhet med *Eurycyde* såväl i snabelns form föröfrigt som i dess under kroppen tillbakavikta läge.

Om jag också tror, att den tolkning af Pantopodsnabelns morfogeni, som här ofvan framstälts, är den enklaste och med Arthropodtypen mest öfverensstämmande, så vill jag dermed ej förneka, att andra tolkningar torde kunna framställas, som kunna stöda sig på ganska talande skäl. Blott det vill jag härmed hafva isynnerhet ådagalagt, att snabeln ingalunda kan sägas vara en med kroppssegmenten hos Pantopoderna homolog bildning utan måste betraktas såsom uppkommen vare sig på det ofvan antydda sättet eller genom en persisterande framtjelpning af framtarmen, hvilket senare dock, i betraktande af innervationförhållandena, förefaller osannolikt. I båda fallen kom emellertid munöppningen att få sitt sekundära läge på spetsen af den uppkomna förlängningen.

Beträffande funktionen af de 2 främre extremitetparen, så är det väl sannolikt, att de på ett eller annat sätt ha trädt i näringsförättningarnes tjänst. Detta är isynnerhet tydligt med extr. I, hvars tångbärande ändled i allmänhet intager ett läge i förhållande till munöppningen, som afser att tillföra den senare de med tången fasthållna näringsämnen. Synnerligen utprägladt visar sig detta förhållande hos *Nymphon* och *Pallene* eller i allmänhet hos de släkten, som ha en kort och föga rörlig snabel. Hos de släkten deremot, hvilka i fullt utbildadt tillstånd förlorat denna tång, finner man såsom en ersättning snabeln förlängd och utrustad med en vida större rörelseförmåga. Tillvaron af en sådan tång i spetsen af extr.

<sup>1)</sup> l. c. sid. 174.



I är emellertid otvifvelaktigt det primära förhållandet, ty alla kända Pantopodarters larver äro utrustade med en dylik, som först temligen sent gar förlorad eller blir rudimentär såsom hos *Ammothea* och *Eurycyde*. Hos den senare bibehålles tången, enligt HANSEN <sup>1)</sup>, till dess djuret är nära fullvuxet. Hos *Ammothea* har tångens bibehållande till ett temligen framskridet stadium gifvit anledning till uppställandet af en mängd slägtnamn, som alla emellertid ha afseende på Ammotheider i olika grader af utveckling. Äfven hos sådana former, hvilka, i likhet med *Pycnogonum*, i utbildadt stadium sakna såväl hela extr. I som II, ha båda dessa extremitetpar förefunnits hos larven och först under utvecklingens lopp gått förlorade. Tillvaron af den nämnda tången å extr. I tyckes antyda, att Pantopoderna i allmänhet skulle nära sig af fasta födoämnen, som kunna gripas och sönderdelas. Egendomligt nog har det dock aldrig lyckats att påvisa, hvad Pantopoderna använda till näring. Tillvaron af spongienålar och foraminiferskal i snabelns silapparat skulle möjligen kunna gifva någon antydan. En af de lokaliteter å vår vestra kust, der *Nymphon* och *Pycnogonum* anträffas i något större antal, *Lophohelia*-refvet vid Väderöarne, utmärker sig genom sin rikedom på sponnier. I fangenskapen uppehöll sig *Pycnogonum* med förkärlek på i aqvariet inlagda spongiebitar, hvarvid jag dock måste medgifva, att jag aldrig såg något, som antydde, att han från dem hemtade någon näring. Emellertid tycks hans långa och smala snabel särskildt vara egnad för att införas i spongiernas porositeter, så att det förefaller ingalunda orimligt, att dessa Pantopoder skulle använda födoämnen af det antydda slaget.

Extr. III, som hos hanen tjänstgör såsom fäste för äggklumparne, hvilka han tagit på sin lott att bära, har en egendomlig, från de öfriga benparens afvikande ställning (se fig. 1). Dess insertion eger rum på kroppens undre sida, enär de fortsättningar af kroppsväggen, som uppbära detta benpar, äro nedatriktade och stå närmare den ventrala midtlinien än de laterala utskotten för gångbenen. Från sin insertionspunkt är ifrågavarande benpar riktadt bakåt utmed buksidan men visar ofta mellan några af de långa öfre lederna ett knä, från hvilket följande leder äro framatriktade. Hos *Nymphon* befinner sig detta knä mellan tredje och fjärde lederna, så att den först-

<sup>1)</sup> l. c. sid. 174.



nämnda är bakåtriktad, den senare deremot riktad framåt. I de allra flesta fall äro de korta ändlederna försedda med plattade, eklöfformiga eller i kanten sågade tornar. Några släkten, såsom *Phorichilidium*, *Phorichilus*, *Trygaeus*, *Pycnogonum*, ha i stället enkla, vanligen bakåtriktade borst. Hos de flesta släkten, som ha detta extremitetpar kraftigt utveckladt, visa de nämnda ändlederna tendens till den spirallrullning, som når sitt maximum hos släktet *Nymphon*, der spiralen bildar i det närmaste 2 slag. DOHRN antager <sup>1)</sup>, att den egendomliga tornbeväpningen å ändlederna kan spela nagon roll för att hindra äggmassornas afglidande hos hanen samt för att kringvira äggen kittkörtlarnes sekret, men finner det alldeles oförklarligt, att samma bildning återfinnes hos honorna, som dock aldrig bära äggen. Några få honor sakna dock alldeles detta benpar, nemligen af släktena *Phorichilus*, *Phorichilidium* och *Pycnogonum*. Hos de öfriga honorna torde därför kanhända detta benpar vara alldeles funktionslöst, och, enligt DOHRNS antydan, skulle man i närvaron af liknande egendomliga tornbildningar å dess ändleder ha att se ett fall, då en uteslutande af hanen förvärfvad karaktär genom arf öfverflyttats på honan. Emellertid visar släktet *Phorichilidium*, hos hvilket det för Pantopoderna ursprungliga ledantalet, 10—11, hos extr. III är reduceradt till 4—6, att den betydliga längd, som detta benpar uppnår hos de flesta Pantopoder, alls ej är nödvändig för dess funktion som äggbärare, lika litet som eklöfsformen hos tornarne är oundgänglig för samma syfte, enär, såsom ofvan nämnts, hos *Phorichilidium*, *Pycnogonum* m. fl. släkten enkla taggar göra samma tjänst. I betraktande af dessa förhållanden drager DOHRN den slutsatsen, att ursprungligen en annan funktion tillkommit extr. III, hvilken skulle betingat såväl dess större längd och ledantal som dess egendomliga läge. Hvilken denna funktion varit, lemna han dock tillsvidare derhän.

Jag känner mig så mycket mera böjd för att instämma i DOHRNS ofvan citerade resonnemang som jag åtminstone hos släktet *Nymphon* haft tillfälle att öfvertyga mig om hvilken denna af DOHRN supponerade ursprungliga funktion är. De *Nymphon*arter, som jag förliden sommar inspärrade i vattenfyllda glasskålar, använde tydligen detta benpars tornbeväpnade ändleder såsom ett putsningsredskap, till sin funktion liknande den kamformiga spörren och första tarsleden hos *Hymenoptera*

<sup>1)</sup> l. c. sid. 100 och ff.

*aculeata*. De ofvannämnda sågtandade tornarne (se fig. 3) äro ställda i en sammanhängande rad på de fyra sista lederna och på den sida af dem, som under dessa leders i hvila spiralrullade tillstånd bildar spiralens inre (konkava) kant. Äfven klon å samma extr. är på samma sida besatt med en kamlik rad af enkla tänder. Denna sida motsvarar sannolikt den nedåtvända trampsidan på gångbenens yttre leder, hvilka på samma ställe äro utrustade med talrika enkla borst. Jag har i fig. 3 afbildat en sågtandad torne af *Nymphon Strömii*. Hvarje torne är försedd med en upptill afsmalnande hålighet, som är fylld af en kornig massa. Denna hålighet öppnar sig medels ett fint rör i spetsen af tornen, likasom den äfven genom en smal gång genom tornens bas står i förbindelse med en hvarje torne motsvarande hudkörtel innanför extremitetledens integument. Vid användningen af detta putsningsredskap rullas spiralen upp, de tornbeväpnade ändlederna appliceras ofvanpå basalleden af någon af samma sidas extremiteter, omslingra densamma så att tornarne vändas inåt, hvarefter Pantopoden drager denna ringformiga kam långsamt utefter benet, som på detta sätt befrias från föroreningar. Extr. III besitter hos detta slägte en hög grad af rörlighet, och samtliga de öfriga extremitetparen äro åtkomliga för dess ändleder. Hos de stora individer af *Nymphon Strömii*, hvilka jag lyckats erhålla, var detta förfaringssätt isynnerhet lätt att iakttaga. Under det Pantopoden för öfrigt stod alldeles orörlig, slingrade sig det ifrågavarande extremitetparet nästan ständigt med största smidighet mellan gångbenen. Både hanar och honor sågos på detta sätt sysselsatta, och en hane, hvars extr. III uppbar flere äggklumpar, lät sig ej af dessa hindras i sina toalettbestyr.

På grund af det ofvan anförda kan jag ej annat än betrakta den egendomliga form på tornarne, som väckt DOHRNS förvåning, såsom afsedd att underlätta putsningen. Med äggklumparnes fästande har den alls intet att skaffa, ty dessa äro placerade längre upp på äggbäranne och lemna alltid ändlederna fria. Så mycket sannolikare blir detta antagande, som de släkten, hvilkas honor sakna detta extremitetpar, och hos hvilka sålunda äggbäranne sakna all betydelse för putsningen, ha deras ändleder allsidigt besatta med enkla tornar i stället för den vanliga raden af sågtandade.

I samband härmed vill jag påpeka en egendomlig ställning, som jag funnit *Nymphon*-arterna intaga, då de blifvit

skrämda. De böja dervid nemligen tillsammans gångbenen öfver ryggsidan från och med de långa fjerde lederna, hvilkas distala ändar stå tätt tillsammans öfver ryggen. De likaledes långa femte lederna äro från denna mötespunkt riktade uppåt, antingen parallelt med hvarandra eller något divergerande. Från och med de sjette lederna intaga benens yttre leder en bägarformigt från hvarandra divergerande ställning. I denna ställning stannar Pantopoden orörlig, till dess han anser faran öfverstånden. Det kan, tycks mig, icke lida något tvifvel om, att den intagna »skräckställningen» afser att bibringa Pantopoden en »skyddande likhet» med något till följd af sin egen beskaffenhet skyddadt föremål. Den ifrågavarande ställningen erinrar flyktigt om en *Actinia* med utsträckta armar. Några exemplar af *Nymphon Strömii*, som vid inläggning i sprit intogo den ofvan beskrifna ställningen och deri fixerades, troddes af några personer (icke-zoologer), för hvilka jag visade dem, vara några hafsväxter. Möjligen skulle häri ligga en antydning, som kan bidra till att förklara uppkomsten af den vidunderliga Pantopodtypen med dess så ofantligt förherskande extremitetutveckling.

Hos *Pallene brevirostris* äro extremiteterna ofta ljusa och mörkt ringlade, liknande i detta afseende ganska slående några på samma sätt ringlade, fina algträdar, mellan hvilka jag ofta träffat denna art. Här »härmar» Pantopoden salunda möjligen äfven i färgen ett skyddadt föremål.

## Den postembryonala utvecklingen af *Phoxichilidium*.

Den egendomliga utvecklingen af *Phoxichilidium*-larven har blifvit fullständigast beskrifven af SEMPER<sup>1)</sup>, som äfven kritiserar föregående författare, som behandlat detta ämne. SEMPER tvekar, till hvilken art de af honom studerade individerna böra hänföras. Flere samstämmande omständigheter göra det dock sannolikt att de äro identiska med *P. femoratum* Rathke [= *coccineum* JOHNSTON]. Då jag förliden sommar haft tillfälle att följa samma arts utveckling i det allra närmaste fullständigt, har jag kunnat konstatera åtskilliga af SEMPERs uppgifter, hvaremot jag i några fall kan beriktiga dem.

<sup>1)</sup> l. c. sid. 264.



I fig. 6 lemna jag af den nykläckta larven en afbildning, som riktigare än KRÖYERS och SEMPERS återgifver dess naturliga form. Jag har funnit detta stadium endast på hanens äggbärare, men hvarken fritt kringsimmande eller inuti polyper. SEMPER uppgifver sig deremot ha funnit 3 liknande inuti *Hydractinia*-polyper. Det är svårt att tänka sig, för hvilket ändamål klon å extr. II och III blifvit utdragen till en så lång och fin tråd. För simningen kan denna tråd väl ej antagas vara af någon nytta; snarare kanske för att omslingra föremål, vid hvilka larven vill fästa sig. Emellertid förekommer, enligt SEMPERS uppgift, larven redan på detta stadium i *Hydractinia*erna. SEMPERS fig. 1 framställer en dylik, som dock har vida kortare trådar i spetsen af extremiteterna än de af mig från äggbärarne tagna individerna. Någon annan reduktion af extremiteterna tycks deremot ej ha inträdd. Emellertid har SEMPER framställt extremiteternas basaldelar såsom med leder afsatta från kroppen. Detta är oriktigt, ty dessa basaldelar äro blott utskott från kroppsväggen, i likhet med de definitiva extremiteternas sidoutskott. Vidare torde tången å extr. I vara för stort tilltagen samt snabeln för framträdande. Sättet för larvernas öfverförande till de polyper, i hvilka de parasitera, är alldeles obekant. Säkert är emellertid, att de ej ditkomma såsom ägg utan genomgå sin embryonalutveckling och kläckas på hanarnes äggbärare. HODGE antager<sup>1)</sup> invandringen tillgå på det sätt, att *Phorichilidium*-larven af polypen indrages i dess hålighet (gefressen wird). Nyligen har v. LENDENFELD beskrifvit<sup>2)</sup> utvecklingen af den australiensiska *Phorich. plumulariae*, hvilken i åtskilliga afseenden tycks afvika ganska väsendtligt från våra arter. Den i början fritt kringsimmande larven griper med den starka tången å extr. I fast kring grenarne af *Plumularia* och saknar, enligt författarens uppgift, extr. II och III, som först sedermera utväxa. Dessa senare extremitetpar äro ej synnerligen afvikande från de typiska larvextremiteterna hos andra Pantopodlarver, enär de ha normala klor i stället för de öfriga *Phorichilidium*-larvernas långt utdragna, trådformiga. Enligt v. LENDENFELDS uppgift borrar larven sin snabel in genom polypens bas och hemtar

<sup>1)</sup> Observations on a species of Pycnogonum etc. [Ann. Nat. Hist. Vol. IX. 3 ser. 1862, p. 33.]

<sup>2)</sup> Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd XXXVIII, s. 323.



på detta sätt sin näring från dess gastrovascularrum, oaktadt han genomgår hela sin utveckling utanför polypen.

De af mig iakttagna tidigare utvecklingsstadierna af *Ph. femoratum* anträffades, med undantag af den ofvannämnda nykläckta larvformen, samtliga i *Hydractinia echinata*, som i trakten kring Kristineberg är ganska vanlig på skal af *Littorina* och *Buccinum*. Redan utvändigt kan man igenkänna de polyper, hvilkas gastrovascularrum innehåller de mera avancerade larvstadierna, på de ansvällningar, dessa bilda å polypröret. Är utvecklingen långt framskriden, och finnas många larver i samma polyp, så blir denna oformligt tjock och klubblik. De polyper, som blifvit hemsökta med en sådan inqvartering, förlora sin tentakelkrans eller åtminstone förmågan att utsträcka den, hvaremot kroppens kontraktilitet för öfrigt är bibehållen. SEMPER har funnit ända till 7 larver i samma polyp. Det högsta af mig anträffade antalet är sex. Härvid är att märka, att vanligen dessa inom samma polyp anträffade larver representera vidt skilda utvecklingsstadier, hvaraf man torde kunna sluta, att flere efter hvarandra följande invandringar egt rum.

Det tidigaste af mig i polyper anträffade larvstadiet (fig. 7) motsvarar i det närmaste SEMPERS fig. 2. Extr. II och III ha här reducerats till föga afsatta knölar, som i spetsen bära hvar sitt borst, det sista spåret af den första larvformens långa trådlika klor. Extr. I har blifvit betydligt mindre, isynnerhet dess tang, och redan nu börjar detta extremitetpar antaga den framåtriktade ställning, som under utvecklingens lopp framträder tydligare och är utmärkande för den utbildade *Phorichilidium*. Tarmsäcken visar ännu inga utstjälpningar, och i basalleden af extr. I ser man, liksom för öfrigt äfven hos den första larvformen, några stora körtelceller, motsvarande sannolikt den egendomliga hudkörtel, som hos *Nymphon*-larverna och de flesta andra Pantopodlarver här har sitt läge och som mynnar i spetsen af det der befintliga stora borstet på ledens yttre hörn. Detta borst saknas hos *Phorichilidium*-larven, och nagon utföringsgång har jag ej funnit för körteln, som för öfrigt torde kunna anses såsom rudimentär, enär den aldrig antager den skarpt begränsade, hjertlika formen, som utmärker den hos de former, som äro försedda med det nämnda borstet. Detta öfverensstämmer med den funktion, som HOEK, enligt min tanke med full rätt, tillskrifver denna körtel hos de former, der den uppträder fullt utbildad och i

samband med det nämnda utnynningsborstet. HOEK omnämner<sup>1)</sup>, att han ur spetsen af dessa borst sett fina trådar utgå, som höllo larverna fästade vid äggbäraren, hvadan han anser nämnde körtel för en »spinnkörtel». Jag har kunnat konstatera detta förhållande hos alla *Nymphon*-hanar, på hvilkas äggbärare jag träffat tidiga larvformer. Jag vill erinra om, att här larverna genomgå hela sin utveckling medan de ännu sitta kvar på äggbärarne.<sup>2)</sup> För den unga larven är det därför af vigt att genom någon särskild inrättning få ett säkert fäste vid äggbäraren, enär hans extremiteter dervidlag kunna göra föga tjenst. Sedan de första paren gångben utvecklats, kunna dessas hakformiga klor göra samma nytta, och »spinnapparaten» reduceras. För *Phorichilidium*-larven, som strax efter kläckningen lemnar äggbäraren, är deremot en sådan »spinnapparat» ej af någon nytta under hans parasitiska lif, hvarför den ej heller kommer till utveckling.

Nervsystemet hos dessa båda första larvstadier af *Phorichilidium* har det ej lyckats mig att få se. Larverna äro så ytterligt små, enligt SEMPERS mätning 0.07 m.m. i diameter, och den med näringsgula fyllda tarmsäcken låter ej bibringa sig tillräcklig grad af genomskinlighet. Hos de *Nymphon*-larver, jag undersökt på motsvarande stadium, finnas 2 par bukganglier, af hvilka det större borte paret motsvarar extr. III och utgöres af tvänne ännu ej i midten sammansmälta gangliemassor. Det mindre främre paret, som innerverar extr. II samt snabelns undre del, visar deremot en median sammansmältning af de båda sidohälfterna, som emellertid för öfrigt genom en djup insnörning i bakre kanten äro tydligt begränsade från hvarandra. De kommissurer, som förena dessa gangliepar äro ytterligt korta och, såsom det tycks, fullständigt omgifna af ganglieceller.

Snabeln är på detta stadium mycket kort och räcker ej framför det integumentveck, som på ryggsidan förenar basaldelarne af extr. I. Följande stadium (fig. 8), hvilket ej iakttagits af SEMPER, utmärker sig genom en längre framskriden reduktion af extr. I eller kanske riktigare genom en starkare tillväxt af kroppen i förhållande till extr. I, som deremot föga förändrats. Den vigtigaste förändringen är emellertid den, att

<sup>1)</sup> l. c. sid. 140 och ff.

<sup>2)</sup> Hos *Nymphon robustum* stanna de till och med till dess de uppnått omkring  $\frac{1}{3}$  af den fullbildades storlek.

tarmsäcken börjar visa utstjälpningar till extremiteterna. Föga märkbara äro de af dessa, som motsvara de på detta stadium ytterligt reducerade extr. II och III, hvilka fortfarande äro försedda med ett kort borst. Starkt framträda deremot de för extr. I afsedda blindsäckarne, hvarjemte vid tarmsäckens bakre ända ett par utstjälpningar börja visa sig såsom en första antydning till extr. IV eller första paret gångben. Af nervsystemet har jag, af samma orsak som hos föregående stadier, ej kunnat urskilja något.

Hos nästföljande stadium (fig. 9) har en ofantlig tillväxt egt rum af det bakom extr. III befintliga kroppspartiet, och på detta parti ser man anlagen till de 3 första paren gångben genom svaga inbugtningar på sidorna samt genom fåror på buksidan afsatta från hvarandra. I hvarje benanlag ser man en blindsäck från tarmen inträda. Äfven de motsvarande ganglieparen kan man på detta stadium urskilja, hvaremot den suboesophageala gangliemassan fortfarande är dold till följd af tarminnehallets ogenomskinlighet. Extr. II och III äro mycket reducerade och hopträngda nära basen af extr. I, men de äro ännu tydligt igenkännliga på sitt karaktäristiska borst.

Vid jämförelsen mellan detta stadium och SEMPER fig. 3, hvilken väl skulle vara den närmast motsvarande, falla genast mycket betydliga olikheter i ögonen. SEMPER har utrustat sin figur med ofantligt lång extr. I. Samma extremitet har han afbildat såsom 3-ledad samt låtit 2:dra leden böja sig utåt och något bakåt i form af en hake. Beträffande ledantalet, så är uppgiften felaktig. Hvarken på något larvstadium eller såsom fullbildad har *Phorichilidium* mer än 2 leder i extr. I. HOEK uppgifver visserligen<sup>1)</sup>, egendomligt nog, 3-ledad extr. I vara karaktäristisk för detta släkte i fullt utbildadt stadium. Härmed kan han ej ha afsett den rörliga yttre tångleden, som, ehuru otvifvelaktigt en 3:dje och yttersta led, ej plägar tagas med i räkningen. Att ej heller HOEK i detta fall gjort det, framgår deraf, att han i samband med nämnda påstående framhåller, att släktena *Nymphon* och *Pallene* ha blott 2-ledad extr. I. Dessa släkten ha dock samma ledantal som släktet *Phorichilidium*, d. v. s. 2, den rörliga tångleden oberäknad.

Hvad ater angår den vidunderliga form, SEMPER velat ge åt extr. I på såväl detta som på närmast följande utvecklings-

<sup>1)</sup> l. c. sid. 15.



stadium, så kan jag ej annat än betrakta den såsom en »konstprodukt». Till längden såväl som till formen afviker, såsom af min figur synes, detta extremitetpar föga från de föregående stadierna. Emellertid har divergensen minskats, så att extr. I här är riktad nästan rakt framåt.

I den till fig. 3 hörande beskrifningen framhåller SEMPER, att afbildningen framställer en larv, som står i begrepp att ömsa hud, och att man på den nya undre huden ser insnörningar, som begränsa en extr. II motsvarande upphöjning. Att denna upphöjning verkligen motsvarar extr. II skulle bevisas af dess ännu vid den lossnade ytterhuden midt för nämnda upphöjning fastsittande, lätt igenkänliga borst. Det borst, som tillhört extr. III befinner sig på afbildningen ett stycke derbakom och midt för det parti, som skulle utgöra anlaget till första paret gångben, och dermed skulle, enligt SEMPERs mening och till stöd för hans teori om Pantopodernas Arachnidnatur, kontinuiteten mellan larvens extr. III och 1:sta definitiva benparet vara bevisad.

Förhållandet är emellertid, såsom af min figur synes, helt annorlunda. Äfven denna figur framställer en larv, som är i begrepp att ömsa hud, i det den äldre huden på vissa ställen lossnat. Här ser man att extr. III ännu representeras, förutom af borstet, af en liten upphöjning, som är tydligt skild från det derbakom befintliga stora anlaget till första definitiva benparet. Redan denna omständighet omintetgör den af SEMPER påstådda identiteten af extr. III med första definitiva benparet och på samma gång hela det resonnemang, hvarmed han åsyftar att göra Pantopoderna till Arachnider. Ännu tydligare blir detta, då man tager i betraktande, att anlaget till första paret gångben motsvaras af ett nyanlagdt gangliepar, under det, såsom jag ofvan påpekat beträffande *Nymphon*-larven, extr. III innerveras från det bortre af de redan på det tidigaste larvstadiet förefintliga tvänne paren bukganglier. Ehuru äfven hos *Nymphon* under utvecklingens lopp extr. III till det yttre i det närmaste fullständigt försvinner, så kvarstar dock dess nervpar i samband med det obetydliga knölförmiga rudiment, ur hvilket sedermera extr. III ånyo utvecklas till äggbärare. Dess gangliepar har sammansmält med det framför liggande till bildande af den fullbildade Pantopodens suboesophageala gangliemassa, hvilken, såsom i det föregående nämnts, utsänder 3:ne nervpar. Härmed är kontinuiteten mellan lar-



vens extr. III och äggbäraren hos den utbildade Pantopoden ådagalagd.

I den ifver, med hvilken SEMPER söker att åt Pantopoderna förvärfva medborgarrätt inom Arachnidernas klass, nödgas han, på det ej deras större antal extremitetpar må stämpla dem såsom dertill ovärdiga, förklara äggbärarne för »nybildningar», palper till extr. II, i stället för ett extremitetpar, som efter nästan fullständig reduktion och en längre tids latens ånyo utvecklas ur det qvarstående anlaget.

Fig. 10 framställer ett något längre framskridet stadium. Här har hvarje spår af de extr. III representerande knölarne utjemnats, likasom äfven deras borst vid sista hudömsningen för alltid försvunnit. Af extr. II ser man ännu ett par obetydliga upphöjningar qvarstå, men äfven dessas borst saknas. De redan på föregående stadium existerande anlagen till de tre första paren gångben te sig här såsom säckformiga hudutstjälpningar, hvilka äro vikta inåt öfver buksidan. Det sista ganglieparet börjar baktill afsnöra ett nytt, motsvarande det ännu ej anlagda sista paret gångben. Extr. I är något mindre än hos föregående stadium.

SEMPERS figg. 4 och 5 öfverensstämma med mina i fråga om försvinnandet af larvextremiteternas borst samt i fråga om anlagen till de 3 första definitiva extremitetparen; men våra figurer afvika vida från hvarandra i framställningen af extr. I. SEMPER har här framställt denna extremitet ännu längre än hos föregående stadium samt äfven här 3-ledad, hvarvid han, i stället för den förutnämnda krökningen af 2:dra leden på fig. 3, låtit denna led utgå från spetsen af 1:sta leden, i spetsig vinkel utåt och bakåt.

Det sista larvstadiet inuti polypen kännetecknas af en stark utveckling af de 3 första redan förut anlagda gångbenen, på hvilka man redan kan urskilja en begynnande segmentering. Benens intill kroppens buksida tryckta ställning ger åt detta stadium ett pupplikt utseende. Såsom af figg. 11 och 12 synes, är isynnerhet 1:sta definitiva benparet starkt utbildadt, och dess konvergerande spetsar möta hvarandra strax framför den på detta stadium starkt framträdande snabelns främre ända. Af sista definitiva benparet ser man en antydning i tvänne små utstjälpningar vid kroppens bakre ända, mellan hvilka en oparig median utstjälpning representerar anlaget till abdomen. Extr. I har fått sin korta tängled krökt nedåt och utåt, och

äfven detta extremitetpars basalleder divergera mera från hvarandra än hos föregående stadium. Extr. II synes från rygg-sidan å fig. 11 representerad af en temligen markerad upphöjning strax bakom extr. I.

SEMPERS fig. 6 framställer det motsvarande stadiet, och hans teckning öfverensstämmer i hufvuddrag med min. SEMPER framställer å detta stadium äfven tarmsäckarnes utveckling till i det närmaste det definitiva tillståndet. Alla de individer i detta stadium, med hvilka jag haft att skaffa, ha visat sig totalt oemottagliga för inverkan af de reagens, som pläga användas för att göra väfnaderna genomskinliga. Som de dessutom visade sig vara mycket ogynsamma objekt för snittskärning, så har jag ej kunnat lemna någon på egen iakttagelse grundad framställning af tarmkanalens utstjälpningar; men då endast en hudömsning skiljer detta stadium från det nästan fullt utbildade fria larvstadiet, är det mycket sannolikt, att utstjälpningarne fortskridit till det af SEMPER framställda stadiet.

Huru många hudömsningar larven haft att genomgå, innan han nått det sistbeskrifna stadiet, kan jag lika litet som SEMPER afgöra. Säkerligen äro de ganska talrika. Sannolikt är också, att vid dessa hudömsningar åtskilliga smärre modifikationer framträda, hvilka ej blifvit omnämnda i föreliggande utvecklingsserie, der dock, såsom jag tror, de viktigaste stadierna blifvit upptagna.

Larven arbetar sig nu genom polypens munöppning ut i det fria, ömsar hud och framstår nu i det i fig. 4 afbildade stadiet, som utmärkes af anlag till sista paret gångben i form af tvänne säckformiga, bakåtriktade, temligen långa utskott, hvilka sedermera efter en eller flere hudömsningar antaga sin definitiva form. SEMPER afbildar de nämnda bakåtriktade extremitetrudimenten på detta stadium såsom segmenterade. Jag har aldrig funnit spar till någon segmentering, hvarken å sjelfva extremitetanlaget eller å den i detsamma inträngande tarmsäcken, förr än redan några hudömsningar försiggått. Nervsystem och tarmdivertiklar förhålla sig i det närmaste som hos den fullbildade. Klorna äro, såsom fig. 5 utvisar, mot sista leden infällbara klatterklor, liknande den fullt utbildade Pantopodens.

## Figurförklaring:

De romerska siffrorna I—VII beteckna på samtliga figurerna de respektive extremitetparen.

Fig. 1: *Nymphon Strömii*, vertikal längdgenomskärning för att visa snabelns förhållande till segmenteringen. Alla gångbenen äro aflägsnade. Af VII ser man blott tvärutskottet från kroppsväggen. Ändledernas spiral å extr. III är till större delen upprullad.

*s*: snabeln; *ög*: öfre svalgganglion; *ug*: undre d:o; *o*: ögonkon; *oe*: matstrupe; *m*: tarmkanalen, i hvilken de mörka fläckarna beteckna divertiklarnes mynningar; *d*: divertikel för extr. I; *abd*: abdomen; *a*: anus; *n*: nerv utgående från öfre svalggangliet till extr. I.

Fig. 2: *Nymphon Strömii* [ej fullt utbildad extr. II]. Främre kroppssändan från undre sidan för att visa undre svalggangliets innerervationsområde.

*ug*: undre svalggangliet; *a*, *b* och *c*: derifrån utgående nervpar till respektive snabelns undre »antimerer», extr. II och III; *mm*: snabelns rörelsemuskler; *m*: andra d:o som gå genom svalgringen och fästa sig på ryggsidan strax bakom öfre svalggangliet; *g*: ganglion för extr. IV.

Fig. 3: Sågtandad torne från ytterlederna af extr. III (»äggbäraren») af *Nymphon Strömii*.

Fig. 4: *Phoxichilidium femoratum*: utbildad individ, som nyss kommit ut ur polypens gastrovascularhålighet. Extr. VII ännu rudimentär; dess tarmdivertikel tycks sjelf inuti extremitetanlaget vara omgifven af en säck, som blott är den från extremitetanlagets vägg lossnade hypodermis. Extr. IV—VI borttagna, och blott sidoutskotten kvarstå.

*ug*: undre svalgganglion; *ög*: öfre d:o; *d*: tarmdivertiklar.

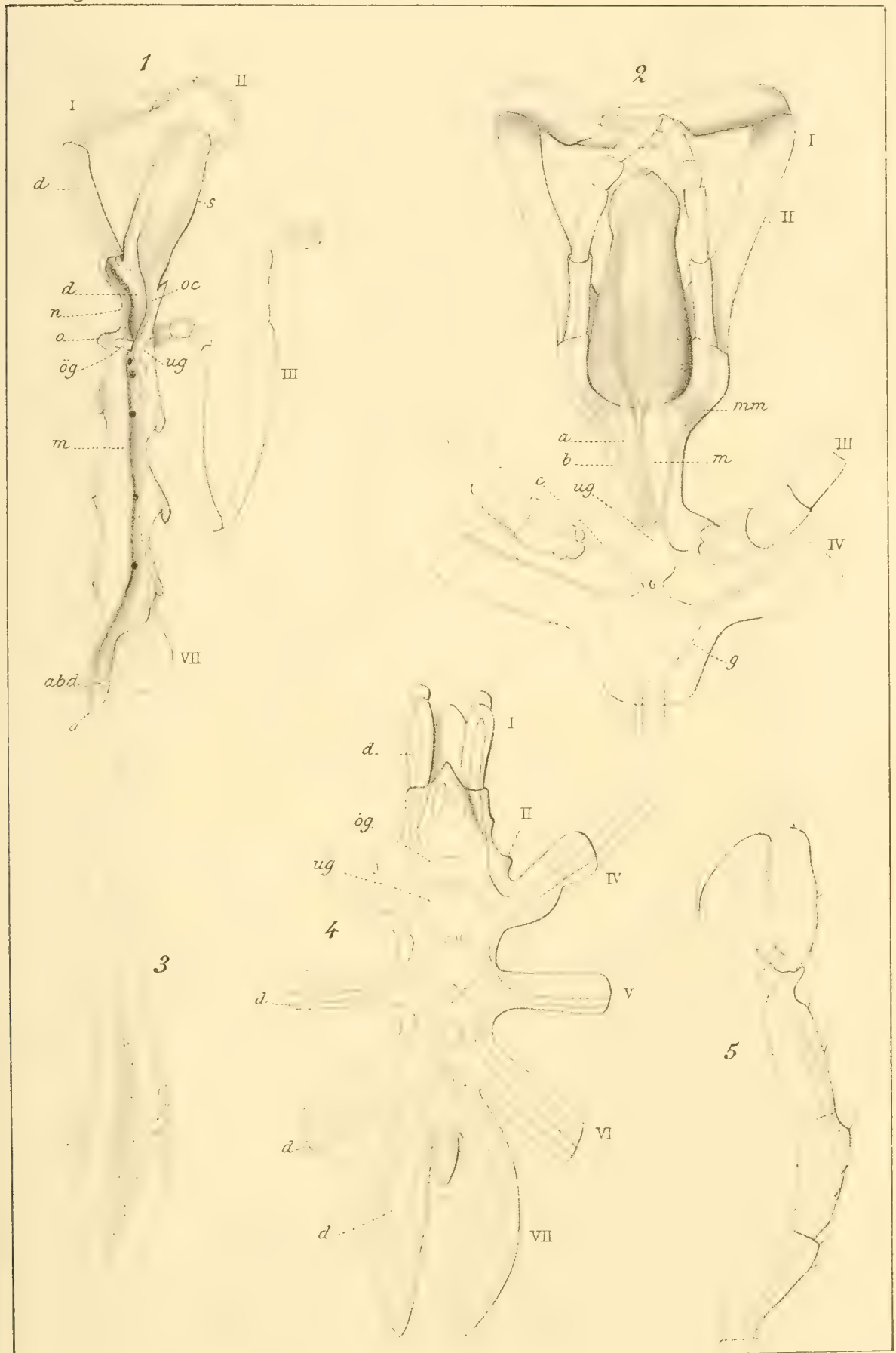
Fig. 5: Ytterlederna af extr. IV af fig. 4.

Fig. 6—12: Utvecklingsstadier af *Phoxichilidium*-larver [*P. femoratum*].

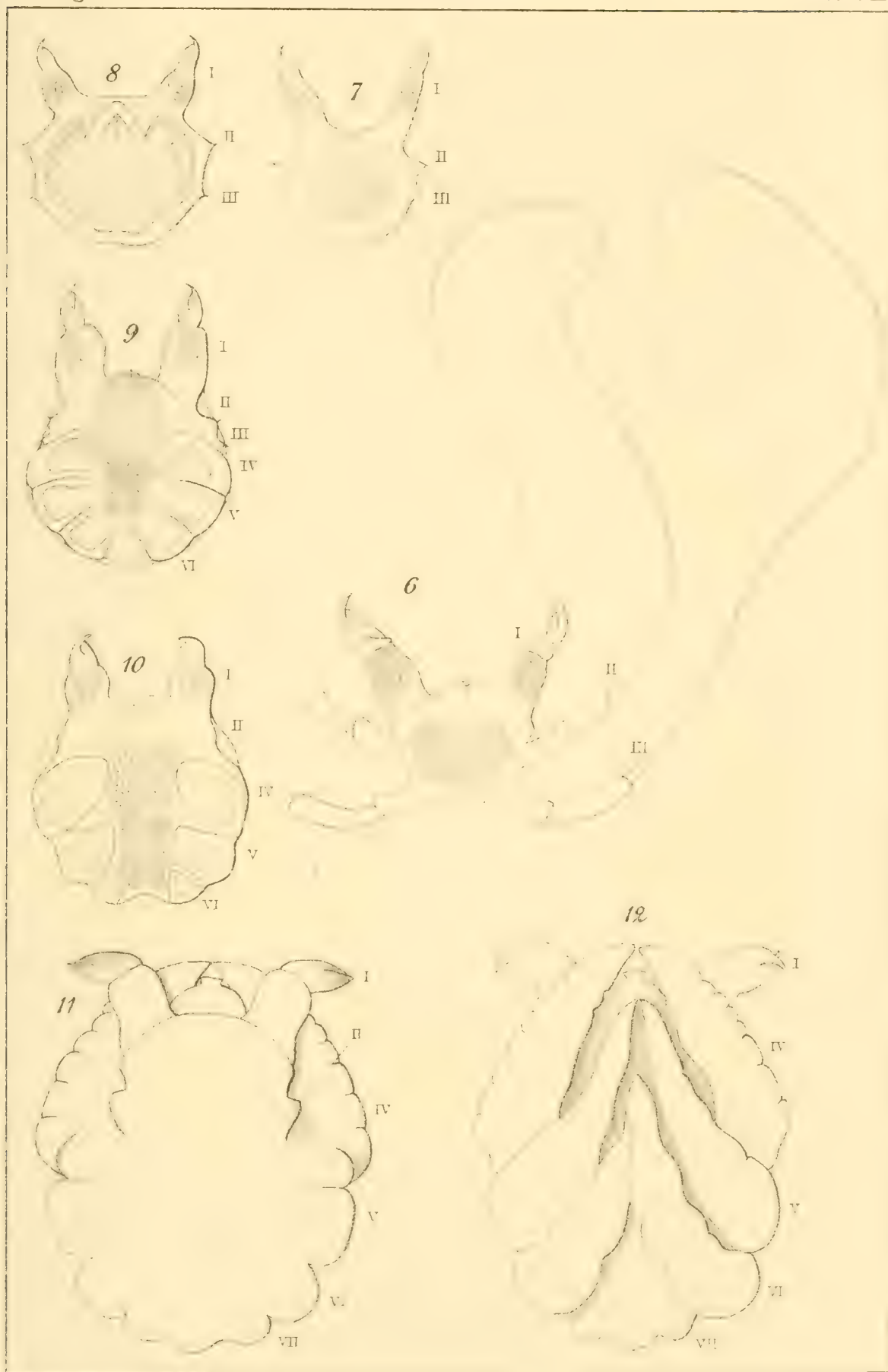












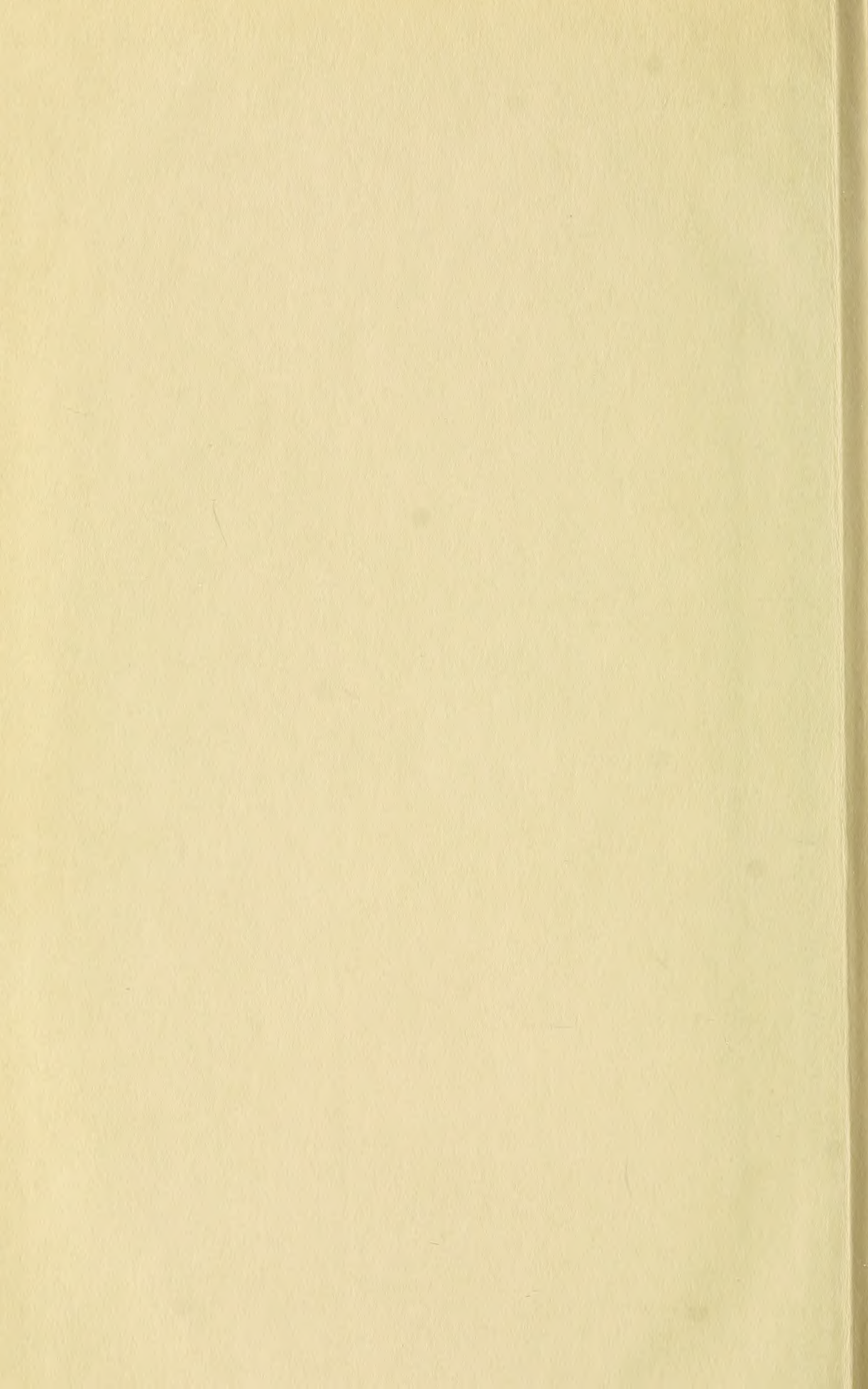














MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 02722



